ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 90
9
СЕНТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

УДК 581.5 (582.28 : 577.482)

© И. В. Каратыгин

ГРИБЫ КАК КОМПОНЕНТЫ ЭКОСИСТЕМ ПРОШЛОГО

I. V. KARATYGIN. FUNGI AS COMPONENTS OF ECOSYSTEMS OF THE PAST

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: IKAR@IK8851.spb.edu
Поступила 22.03.2005

Рассмотрены основные результаты и достижения палеомикологии последнего времени. Грибные организмы играли важную роль в освоении наземных пространств, оказывая влияние на эволюционную судьбу высших растений. В первых наземных девонских экосистемах уже были заложены важнейшие формы и механизмы отношений между организмами автотрофного и гетеротрофного блоков, определивших в дальнейшем все многообразие наземных экосистем. В статье особое внимание уделено таким трофическим группам грибов, как симбиотрофы, паразиты (биотрофы) и сапротрофы. Выход растений на сушу осуществлялся в рамках общего трофо-ценотического контура, в котором существенное значение имели организмы гетеротрофного блока, в том числе сапротрофные и симбиотрофные грибы.

Ключевые слова: грибы, эволюция, экосистемы, коэволюция, палеомикология, палеоботаника, экология.

Данные палеоботаники и палеомикологии все более проясняют значение грибов в переломные моменты эволюции органического мира: в происхождении наземных растений, освоении ими суши, стабилизации и дифференциации растительных сообществ, в динамике атмосферного состава, а также в формировании палеопочв. Сравнительно недавно было обращено внимание также на планетарное значение грибов в биосферных процессах (Perkins, Halsey, 1971; Sterflinger, 2000; Burford et al., 2003). Все больше работ, в которых грибы оцениваются как существенная геологическая сила, подчеркивается их значение в процессах седиментации, выветривании пород, разрушении минералов. Этими работами закладывается новое направление в микологии — геомикология. Из работ прежних лет можно отметить ряд особо крупных обобщений, касающихся таксономического анализа палеомикологического материала (Ячевский, 1933; Попов, 1962, 1967; Tiffney, Barghoorn, 1974; Pirozynski, 1976; Stubblefield, Taylor, 1988; Taylor, 1993; Каратыгин, Снигиревская, 2004). За последние годы увеличилось число научных публикаций, посвященных также попыткам реконструкции роли грибов в функционировании первых наземных экосистем и их роли в коэволюционных процессах, главным образом в отношении высших растений (Pirozynski, Malloch, 1975; Malloch et al., 1980; Gray, 1985; Каратыгин, 1993, 1994; Taylor, Osborn, 1996; Taylor, 1988, 1990; Selosse, Le Tacon, 1998 и др.). Для понимания развития трофо-ценотических отношений в ходе коэволюции грибов и растений важен анализ связей между ними в экосистемах прошлого. К первым наземным экосистемам приложим известный афоризм Г. А. Заварзина «прошлое отбирает будущее» (Заварзин, 2004). В первых наземных девонских экосистемах уже были заложены важнейшие формы и механизмы отношений между организмами автотрофного и гетеротрофного блоков, определившие

в дальнейшем все многообразие наземных экосистем. В частности, выход растений на сушу осуществлялся в рамках общего трофо-ценотического контура, в котором существенное значение имели организмы гетеротрофного блока, в том числе сапротрофные и симбиотрофные грибы.

Данные об ископаемых остатках грибов продолжают постоянно накапливаться, и геологическая история макроэволюции грибов и их отношений с высшими растениями становится все более ясной. Цель настоящей статьи заключается в том, чтобы в известной мере подытожить палеомикологические данные, накопленные за последнее время, и акцентировать внимание на материалах, которые имеют отношение главным образом к происхождению таксономических групп грибов и их роли в экосистемах прошлого. Это тем более актуально, что существуют определенные противоречия в оценке и датировке сроков возникновения крупных таксонов грибов, устанавливаемых на основе результатов, получаемых молекулярными методами и «классическими» палеонтологическими свидетельствами.

Прорывом в палеомикологических исследованиях в свое время послужили исследования английских палеоботаников R. Kidston и W. H. Lang (1921), которые в течение ряда лет, обрабатывая коллекцию палеонтологического материала из окаменевшего болота в окрестностях Райни (Шотландия), описали комплекс девонских вымерших растений, в тканях которых были обнаружены грибы, а также следы их деятельности. По сути, в исследованиях Kindston и Lang впервые представлены данные о ценотических связях, существовавших между организмами в экосистемах девона. Исследования материалов из Райниевых чértов, проводимые вплоть до настоящего времени, дали и продолжают давать ценнейшие материалы, основополагающие для понимания как макроэволюции грибов, так и взаимоотношений грибов с наземными организмами, в первую очередь с растениями.

Молекулярные, сравнительные морфологические и палеоботанические исследования для целей макросистематики имеют свои преимущества и ограничения. Прежде всего необходимо подчеркнуть, что морфологические исследования приложимы к огромному массиву гербарного и палеонтологического материала, в связи с чем значительная часть организмов изучается и будет продолжать изучаться исключительно морфологическими методами. Вместе с тем реконструкция последовательностей филогенетических событий по морфологическим признакам микофоссилий имеет свои ограничения. Можно отметить несколько главных причин, препятствующих использованию палеомикологических данных для реконструкции происхождения грибов и их эволюции. Во-первых, половые структуры грибов, необходимые для определения их таксономической принадлежности, у микофоссилий, как правило, малы и эфемерны по сравнению с вегетативными структурами, которые обычно и идентифицируются как микофоссилии. Вегетативные же структуры грибов (обычно это мицелий или хламидоспоры), обычные в ископаемых остатках, недостаточны для точных определений. Идентификацию грибов затрудняет то обстоятельство, что многие организмы других групп (главным образом водоросли и протисты) также образуют структуры, сходные с грибными. Наконец, приходится учитывать, что споры современных грибов обычны в воздухе и воде, и грибы часто врастают в геологические отложения, затрудняя тем самым точную атрибуцию ископаемых остатков.

В качестве одного из достижений молекулярной микологии, приложимого к реконструкции филогенеза грибов и важного для понимания вопросов, связанных с их происхождением, называется концепция молекулярных часов. Наиболее показательны в этом отношении работы с использованием анализа последовательностей

18S РНК с последующей градуировкой по событиям, время осуществления которых, по палеонтологическим данным, бесспорно. Основополагающие работы в этом направлении, применительно к грибным организмам, принадлежат M. L. Berbee и J. W. Taylor (1993, 1995, 2001). Эти авторы вычисляли процент нуклеотидных замен, которые накапливали филогенетические линии с момента их дивергенции от общего предка. При этом была использована калибровка (градуирование) временной шкалы по точкам отсчета, фиксированным на основании палеонтологических находок, не вызывающих сомнений в достоверности их атрибуции. Среди подобных находок, например, — установление пряжек на грибных филаментах в тканях древесины папоротников 290 млн. лет назад в карбоне (Dennis, 1970). Другой отправной точкой на временно́й шкале послужил наиболее ранний окремнелый голобазидиомицет *Phellinites digiutoi* из шельфа Патагонии (верхняя юра, 165 млн. лет назад) (Singer, Archangelsky, 1958). Для градуировки временно́й шкалы эволюции базидиомицетов (Hibbett et al., 1995, 1997c) были приняты достоверно идентифицированные окремненные остатки агарикового гриба *Archaeomarasmius legetti*. Фоссилии этого гриба, сходного с современными представителями рода *Marasmius* (*Tricholomataceae*), были обнаружены в среднем мелу (90—94 млн. лет назад) в штате Нью-Джерси, США. Berbee и Taylor признают, что точность молекулярных часов, скорее всего, находится в пределах ±25 млн. лет, но в отдельных случаях может приближаться к ±100 млн. лет. Они сделали ряд важных обобщений, касающихся происхождения и эволюции грибов. Самые ранние и предковые для современных макротаксонов грибов филумы, по их мнению, дивергировали от жгутиковых организмов, располагавшихся «ниже» *Chytridiomycota*, примерно 550 млн. лет назад. Основные группы *Ascomycota* и *Basidiomycota* дивергировали 440 млн. лет назад после выхода растений на сушу; многие аскомицетные дрожжи и плесени (*Eurotiales*) развились уже после возникновения цветковых (220 млн. лет назад). Три главные линии в пределах *Ascomycota* оформились в течение каменноугольного периода (330—310 млн. лет назад). Представители *Agaricales*, большинство аскомицетных дрожжей, большинство несовершенных грибов (в том числе виды родов *Aspergillus*, *Penicillium*), вероятно, произошли примерно 130—200 млн. лет назад, уже после того как покрытосеменные составляли значительную часть флоры. Полученные ими результаты посредством использования концепции молекулярных часов оказались более или менее согласованными с существовавшими на тот момент «классическими» палеомикологическими данными. Между тем за последние годы получены новые фактические данные, позволяющие корректировать время возникновения и становления тех или иных макротаксонов грибов. Кроме того, палеонтологические находки, считавшиеся надежными и используемые при вычислении временно́й шкалы по методике молекулярных часов в качестве «точек отсчета», подчас нуждаются в переопределении. Это, в частности, произошло с упомянутым выше видом *Phellinites digiutoi*, который, как оказалось, вовсе не является гомобазидиомицетом (Hibbett et al., 1997a).

Сапротрофы

Отдел ***Ascomycota.*** Долгое время достоверные палеозойские ископаемые аскомицетных плодовых тел не были найдены, по-видимому, из-за технических трудностей при выявлении их мелких репродуктивных структур. В то же время асексуальные споры мицелиальных аскомицетов часто обнаруживались в отложениях мела (Pirozynski, 1976; Pirozynski, Weresub, 1979). Эти авторы, сообщавшие о на-

хождении различных аскомицетных бесполых пропагул из нижнего мела, полагали, что аскомицетные линии возникли не ранее мезозоя.

Однако уже в 1970-х и 1980-х годах имелись некоторые палеомикологические свидетельства и о более раннем происхождении этой группы грибов. В частности, определенное противоречие со шкалой Berbee и Taylor в оценке сроков происхождения мицелиальных аскомицетов представляет нахождение структур (спор и мицелиальных фрагментов), сходных с пропагулами рецентных мицелиальных аскомицетов, из силурийских осадков возрастом более 400 млн. лет (Pratt et al., 1978; Sherwood-Pike, Gray, 1985). Эти структуры, обнаруженные в среднем силуре в Швеции (Готланд), почти на 120 млн. лет старше вычисленных по шкале Berbee и Taylor сроков происхождения мицелиальных аскомицетов. Силурийские споры варьируют в способах их септирования и очертаниях. Наиболее значительные из них (55 × 25 мкм) имеют округло-цилиндрическую форму с 1—9 поперечными септами. Некоторым основанием для предположения о том, что эти споры относятся именно к аскомицетам, служит наличие рубцов на их апексах, подобных тем, которые имеются на спорах ряда групп современных аскомицетов. Против атрибуции описанных выше силурийских спор как аскомицетных свидетельствует отсутствие спор аскомицетного родства из отложений в сроки между силуром и нижним мелом. Объяснить подобное исчезновение аскомицетных спор среди микофоссилий в последующие после силура 280 млн. лет крайне трудно, если признавать силурийское происхождение аскомицетов (Pirozynski, Weresub, 1979).

Обсуждая противоречие этих фактов с данными, полученными в соответствии с концепцией молекулярных часов, Berbee и Taylor (1993, 1995) полагают, что силурийские грибные споры либо могли быть просто современными грибными инфекциями силурийских образцов, либо могли представлять вымершую гипотетичную группу грибов («преаскомицетов»), значительно отстоящую от мицелиальных аскомицетов.

Однако о присутствии аскомицетов в нижнем девоне помимо силурийских спор в определенной степени свидетельствует также нахождение в отложениях Сибири неких округло-эллиптических структур на кутикуле энигматических наземных растений *Orestovia devonica* (Krassilov, 1981). Эти структуры, содержавшие угловатые клетки, рассматриваемые как сумки, расценивались В. А. Красиловым как аскомицетные плодовые тела (тириотеции). Некоторые из таких сумок имели гифы с крючками, интерпретированными как аскогенные крючки, свойственные современным аскомицетам. Предполагалось, что данный ископаемый гриб имеет ближайшее родство с представителями рецентных *Microthyriales*. Еще ранее В. А. Красиловым (1967) в раннемеловой флоре Южного Приморья были обнаружены и описаны 11 видов из 5 родов аскомицетов (*Notothyrites*, *Ussurithyrites*, *Trichopeltinites*, *Thallites*), отнесенных к порядкам *Hemisphaeriales* (10 видов) и *Perisporiales* (1 вид — *Perisporiacites zamiophylli*). Однако во всех этих случаях не были выявлены какие-либо репродуктивные структуры, которые позволили бы безоговорочно идентифицировать их как аскомицетов.

В целом можно констатировать, что долгое время существовала определенная временна́я лакуна между находками силурийских аскомицетных спор и находками репродуктивных структур аскомицетов, достоверно обнаруживаемых только с середины мела. Это противоречие удалось преодолеть после того, когда в матриксе Райниевых че́рт был выявлен аскомицет, имевший облик современных аскомицетов с развитыми репродуктивными структурами (Taylor et al., 1999; Taylor, Hass et al., 2004). Эта палеонтологическая находка оказалась примерно на 100 млн. лет старше

срока происхождения аскомицетов, ранее вычисленного на основе молекулярных исследований Berbee и Taylor. Обнаружение этого «самого раннего аскомицета» из нижнего девона важно для понимания эволюции аскомицетов, поскольку в этом случае были иллюстрированы в деталях важнейшие структуры, характеризующие половую стадию (перитеции, сумки и споры). На стеблях и ризомах под эпидермисом одного из ранних наземных растений рода *Asteroxylon* обнаружены плодовые тела (перитеции) примерно 400 мкм в диам. Каждый шаровидный перитеций образует строматовидную камеру под парой замыкающих клеток устьичного аппарата. Стенка перитеция состоит из двух отчетливых слоев переплетенных гиф. При созревании перитеция споры высвобождаются через удлиненную шейку перитеция. Образующиеся из внутреннего слоя перитециев многочисленные, тесно расположенные сумки имеют длину до 50 мкм и однослойную оболочку. Между сумками различимы стерильные нитеподобные гифальные структуры. В каждой сумке располагается 16 или 32 продолговатых аскоспоры; каждая аскоспора примерно 5 мкм дл., причем многие из них двухклеточные. Описанная выше палеомикологическая находка крайне важна для более точного определения срока происхождения аскомицетов, а также для характеристики паразито-хозяинных отношений в этот период освоения суши эукариотами. В данном случае также очевидно, что датировка происхождения крупного таксона грибов (*Ascomycota*), по данным геносистематики, оказалась заниженной (более поздней) на 80—100 млн. лет по сравнению с этим палеомикологическим свидетельством.

В последующие, более поздние, сроки аскомицеты довольно часто обнаруживаются в палеоматериалах. Например, на листьях триасового *Pterophyllum* иллюстрированы апотеции и сумки аскомицета неустановленного таксономического положения (Schaarschmidt, 1966). Многочисленные аскокарпы (тириотеции) представителей *Microthyriales* выявлены в айсбергах формаций нижнего третичного периода Канады. При этом было описано два новых рода (*Dicellaeporisporites*, *Jansoniisporites*) и 19 новых видов.

Обнаружение в третичных углях Малайзии дискомицета *Ascodesmites malayensis* (Trivedi, Verma, 1970) позднее было оспорено (Korf, 1977) в связи с отсутствием доказательств наличия сумок в образцах.

Отдел ***Basidiomycota.*** Значение базидиомицетов для современных экосистем достаточно хорошо документировано. Они оказывают влияние на развитие, рост и распространение высших растений в результате своей деятельности в качестве сапротрофов, микоризообразователей и патогенов. В то же время имеется очень мало сведений о роли базидиальных грибов в древних экосистемах и их значении в эволюции растений и животных.

По косвенным палеомикологическим свидетельствам, признаки существования базидиомицетов восходят к верхнему девону. Подобное заключение базируется на обнаружении пряжек, свойственных базидиомицетам, на мицелии в древесине археоптериса *Callixylon* (Stubblefield et al., 1985). Такие признаки, как наличие пряжек на мицелиальных филаментах (Dennis, 1970; Osborn et al., 1989), развитие септированных гиф и наличие признаков гниения древесины, свойственных деятельности современных базидиомицетов — возбудителей гнили (Stubblefield et al., 1985; Stubblefield, Taylor, 1986), косвенно подтверждают заключение о том, что эта группа высших грибов имела значительное развитие в течение всего палеозоя. Имеются палеоботанические свидетельства наличия белой гнили, обычно вызываемой деятельностью базидиальных грибов из перми, т. е. примерно 290 млн лет назад (Stubblefield, Taylor, 1986). Однако во всех случаях более убедительными вы-

глядят признаки гниения древесины в углях мела и третичного периода, чем таковые в более древних углях карбона (Robinson, 1990).

Из каменноугольного периода наиболее полно описан образец *Palaeancistrus*, обнаруженный в трахеидах папоротника *Zygopteris* (Dennis, 1970). Фоссилии представлены септированными гифами 5.0 мкм в диам., причем некоторые из гиф имеют как терминальные, так и интеркалярные хламидоспоры. Структуры, сходные с пряжками, косвенно подтверждают базидиомицетное родство этого гриба, хотя возможно, что эти структуры могли быть и так называемыми «псевдопряжками», поскольку прохождения ядер дикариона через них не было выявлено. Плодовые тела базидиальных грибов обнаруживаются в более поздних отложениях.

Aphyllophorales. Плодовое тело базидиомицета (предположительно трутового) *Eopolyporoides kuklei* описано из среднего триаса отложений Австралии (Truswell, 1996). В этом случае каких-либо анатомических деталей плодового тела гриба и гимения описано не было, в связи с чем эта находка нуждается в переисследовании. Два других трутовика *Polyporites stevensonii* (Brown, 1936) и *P. brownii* (Wieland, 1934) (оба из мелового периода) к грибам не относятся (Brown, 1938; Tiffney, Barghoorn, 1974). Долгое время предполагалось, что наиболее древним афиллофоровым (трутовым) грибом является *Phellinites digiustoi*, описанный на основе образцов многолетних плодовых тел, обнаруженных в юре, в седиментах Патагонии (Аргентина) (Singer, Archangelsky, 1958). Именно сроки появления этого гомобазидиомицета в юре (около 160 млн. лет назад) как наиболее достоверные были использованы при вычислении временнóй шкалы происхождения макротаксонов грибов по методике так называемых «молекулярных часов» (Berbee, Taylor, 1993). Однако при последующем анатомическом анализе образцов голотипа было установлено, что идентификация образцов была произведена ошибочно. Образцы оказались окремненными кусками коры хвойного дерева, предположительно из рода *Araucaria*, не содержащими гиф, спор или каких-либо других грибных структур (Hibbett et al., 1997a). В связи с этим минимальный возраст голобазидиомицетов, исходя из достоверных микофоссилийных материалов, был отнесен к середине мела. К этому же периоду относится достоверное обнаружение фрагмента плодового тела (пороидного гименофора) трутовика *Quatsinoporites cranhamii* (Smith et al., 2004). В этом случае на гимении были выявлены цистиды до 54 мкм дл., но ни базидий, ни базидиоспор обнаружено не было. Указанные сроки минимального возраста голомицетов подтверждаются также нахождением трутового гриба из меловых маастрихтских слоев Индии (Kar et al., 2003).

Вызывает интерес находка в верхнем мелу гриба *Palaeosclerotium pussilum*, совмещающего морфологические признаки как базидиомицетов, так и аскомицетов (Rothwell, 1972). Этот гриб имеет вид сферических клейстотециев около 1 мм в диам., содержащих округлые тельца, трактуемые как сумки и аскоспоры (Dennis, 1976). Сумки имеют размеры около 35 мкм в диам., в которых располагаются аскоспоры 12 мкм дл. Наличие на мицелии пряжек, а также септ, сходных с долипорами, дало повод для обширных дискуссий относительно таксономической принадлежности данного гриба. В частности, предполагалось, что указанный гриб является сумчатым грибом, на котором паразитирует базидиомицет (McLaughlin, 1976). R. Singer (1977) полагает, что гриб, скорее, относится к аскомицетам, близким современным представителям *Eurotiales*. Наконец, высказывалось предположение, что данный гриб нельзя относить ни к аско-, ни к базидиомицетам. Скорее, он является дикариотическим организмом, связывающим базидиомицеты с группой вымерших лишайникоподобных форм (Pirozynski, Weresub, 1979). Наконец,

обращалось внимание также на то, что плодовые тела этого гриба весьма сходны с концептакулами силур-девонских нематофитов, тело которых сложено гифоподобными структурами, например с уже упоминавшимися нематофитами *Prototaxites* (Мейен 1987 : 50).

В меловых отложениях янтаря Бирмы (Мьянмы) найдены мицелий и плодовые тела представителя *Clavariaceae* (Poinar, Brown, 2003). Мелкие плодовые тела этого вида 0.3—3.7 мм выс. и 0.4—2.0 мм шир., произраставшие небольшими группами, были полностью покрыты гимением, содержавшим цистиды и базидии со стеригмами; в мицелии выявлены простые пряжки. По обнаруженным материалам авторы описали новое сем. *Palaeoclavariaceae*, род *Palaeoclavaria* и вид *Palaeoclavaria burmitis*. Данную находку можно расценивать как первую, наиболее раннюю (примерно 100 млн. лет назад) и достоверную находку плодовых тел представителей *Aphyllophorales*.

Agaricales. Наиболее ранним из достоверных фоссилий плодовых тел шляпочных грибов является нахождение агарикового гриба *Archaeomarasmius legetti*. Остатки этого гриба, сходного с современными представителями родов *Marasmius* и *Marasmiellus* (*Tricholomataceae*), были обнаружены в янтаре среднего мела (90—94 млн. лет назад) в штате Нью-Джерси, США (Hibbett et al., 1995, 1997c). Этими же авторами (Hibbett et al., 1997b) из отложений янтаря миоцена (15—30 млн. лет назад) описан вид *Protomycena electra*, представленный хорошо сохранившимся плодовым телом гриба (базидиомом). Оно состоит из шляпки и ножки; базидиоспоры гладкие, с отчетливым хиларным придатком, свойственным этой группе базидиомицетов. Данный вид аналогичен современным представителям рода *Mycena*. В отложениях янтаря из миоцена возрастом примерно 15—30 млн. лет обнаружены также *Coprinites domesticana* и *Aureofungus yaniguaensis* (Poinar, Singer, 1990; Hibbett et al., 2003). Все 4 представителя *Agaricales* (*Archaeomarasmius*, *Protomycena*, *Coprinites*, *Aureofungus*) хорошо сохранились в янтаре и их атрибуция не вызывает сомнений. Очевидно, что шляпочные грибы (порядок *Agaricales* s. l.) произошли значительно ранее этих находок, поскольку следует иметь в виду, что их плодовые тела эфемерны и разрушаются раньше, чем фоссилизируются.

Gasteromycetales. Наиболее ранняя находка представителя *Gasteromycetales* происходит из меловых маастрихтских слоев бассейна р. Нэмэгэт, южная Гоби, Монголия (Красилов, Макулбеков, 2003). На ожелезненной поверхности слоя светло-серой глины с обильным растительным детритом была выявлена небольшая группа грибных плодовых тел. Ископаемое плодовое тело обнаруживает такие характерные признаки гастеромицетов, как ангиокарпное плодовое тело с двухслойным покровом, при этом внешний слой (экзоперидий) раскрывается лопастями, окруженными валиком — перистомом. Споры эллипсоидальные, гладкие, различного размера до 10 мкм дл. Обнаруженный вид по общему габитусу весьма отдаленно напоминает современных представителей гастеромицетов из рода *Geastrum* Pers., но, по мнению авторов, отличается от них нерегулярными разрывами экзоперидия, а также более крупными спорами. На основании этих отличий были описаны новые род *Geastroidea* Krassilov и вид *G. lobata* Krassilov. Из миоцена Мексики известен вид *Geastrum tepexensis*, плодовые тела которого раскрываются 10 симметрично расположенными лопастями с головкой около 13 мм в диам. (Magallón-Puebla, Cevallos-Ferris, 1993).

Современная палеомикология располагает фактами существования в прошлые времена грибных форм, значительно отличающихся от форм современных грибов. Эти отличия подчас столь значительны, что точно определить таксономическое по-

ложение таких форм крайне затруднительно. Примером этому может служить выявление в лесах верхнего девона на почве сапротрофного грибообразного организма 5 см выс. (Снигиревский, 1996). Среди современных таксономических групп грибов близкий аналог для этого организма отсутствует.

Симбиотрофы

Эндомикориза. В упоминавшейся классической работе по исследованию матрикса из Райниевых чёртов (ранний девон, примерно 380 млн. лет назад) (Kidston, Lang, 1921) в тканях подземных частей (ризомоидах) наиболее древних наземных растений (*Rhynia*, *Asteroxylon*, *Horneophyton*) были обнаружены грибные структуры. Всего в тканях протостелических подземных осей этими авторами было выявлено и описано около 15 грибных форм (7 видов), включенных в состав сборного рода *Palaeomyces*. R. Kidston и W. H. Lang обратили внимание на близость этих грибов по ряду морфологических признаков (ценоцитные гифы, везикулы, споры) с современными эндомикоризными грибами, обитающими, например, на современных *Psilotum* и *Tmesipteris*, наиболее близких древним риниофитам. Позднее в этих же матриксах в подземных частях *Rhynia gwynne-vaughanii* были выявлены различные по морфологии споры эндофитных грибов или их скопления, часто заключенные в общую оболочку — спорокарпы (Boullard, Lemoigne, 1971; Sharma et al., 1993; Lemoigne, Zdebska, 1980). Эти структуры также свойственны современным микобионтам эндомикоризы. Последующие авторы неоднократно подчеркивали сходство этих ископаемых грибов с современными эндомикоризными грибами рода *Glomus* (порядок *Glomales*, класс *Zygomycetes*) (Pirozynski, Malloch, 1975; Pirozynski, Dalpé, 1989; Taylor, 1990; Simon, 1996; Sharma et al., 1993). Позже в соответствии с правилами ботанической номенклатуры этому роду ископаемого возбудителя эндомикоризы было дано название *Glomites* Taylor, Remy, Hass et Kerp (Taylor et al., 1995). Таксономический диагноз этого ископаемого рода основан в значительной мере на морфологии внутритканевого мицелия и арбускул. До настоящего времени в роде *Glomites* было известно два вида. Один из них — типовой для рода эндофитный вид *G. rhyniensis* Taylor, Remy, Hass et Kerp, который развивается на осях вида *Aglaophyton major* (Kidston et Lang) D. Edwards. Позже в корнях *Antarcticycas* из среднего триаса Антарктиды описан второй вид рода *Glomites* — *G. cycestris* Phipps, Taylor (Phipps, Taylor, 1996). Признаки морфологии арбускул и внутритканевого мицелия были позже использованы для дифференциации рода *Glomites* от рода *Gigasporites* — другого эндомикоризного гриба из триаса (Phipps, Taylor, 1996).

Наиболее характерной морфофункциональной чертой современных эндомикориз являются арбускулы. Долгое время в палеоботаническом материале из девона у эндомикориз арбускулы выявлены не были, что препятствовало полному функциональному отождествлению древних эндомикориз с современными. Однако позже эти структуры были обнаружены у эндомикоризы в корнях цикадовых из отложений Антарктиды (середина триаса) (Stubblefield et al., 1987). Затем арбускулы были обнаружены и в раннем девоне в подземных осях растения *Aglaophyton major* в Райниевых чёртах (Remy et al., 1994; Taylor et al., 1995). Несептированные гифы и арбускулы имели сходство с таковыми современной эндомикоризы. Были найдены все стадии роста арбускул, начиная от проникновения гриба в клетки растений до образования арбускул и кончая их распадом. Тем самым с определенностью установлено, что полноценная эндомикориза существовала более 400 млн. лет назад и играла важную роль в колонизации суши уже в раннем девоне.

В палеонтологической коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН также имеются образцы кремнистых сланцев раннедевонского возраста из окрестностей дер. Райни в Шотландии. В образцах представлены многочисленные раннедевонские растения, содержащие различные формы эндофитных грибов, в том числе и представители рода *Glomites*. В окремненных тканях осевых органов ряда раннедевонских растений *Rhynia gwynne-vaughanii* и *Aglaophyton major* были выявлены и изучены остатки ископаемых грибов. В частности, был выявлен и детально изучен кобионт везикулярно-арбускулярной эндомикоризы — гриб рода *Glomites*. Это 3-й вид данного рода и 1-й спорокарпический вид из отложений девона. Спорокарпы гриба были обнаружены как непосредственно в отмирающих тканях растений, так и в дисперсных растительных остатках. Кроме того, были выявлены стадии образования гломоидных спор. На основе полученных данных описан новый вид — *Glomites sporocarpoides* Karatygin, Snigirevskaya, K. Demchenko et Zdebska sp. nov. (Каратыгин и др., в печати). В ходе исследования развития гриба в тканях инфицированных растений сделан вывод о том, что особенностями вида *Glomites sporocarpoides* являются наряду с симбиотическими ярко выраженные патогенные свойства. Сделано заключение, что на ранних стадиях коэволюции микобионтов и фотобионтов существовало неустойчивое равновесие между мутуалистическими и антагонистическими свойствами. В наших материалах были выявлены хорошо развитые арбускулы, подобные тем, которые были ранее описаны в триацетатных репликах или пленочных оттисках у двух других видов *Glomites* (Taylor, Remy et al., 1995). На препаратах поперечных срезов подземных осей *Rhynia* и *Aglaophyton* хорошо заметна концентрическая зона из одного слоя паренхимных клеток, расположенная во втором—третьем наружном слое коры. Большинство этих клеток заполнено зернистым материалом, по-видимому являющимся продуктом распада арбускул. В отдельных клетках удается различить разветвленные, трехмерные мицелиальные структуры, которые можно рассматривать как арбускулы, находящиеся на различных стадиях развития, включая лизис.

Наличие арбускул, везикул и спорокарпов у всех 3 видов рода *Glomites* свидетельствует о том, что эндомикориза активно функционировала в раннем девоне и имела широкое распространение. Эти грибы уже обладали набором сигнальных механизмов, давшим им возможность длительно сосуществовать с фотобионтами. По-видимому, цитогенетические механизмы, определявшие активность эндомикориз в девоне, аналогичны или крайне близки таковым у эндомикориз современных растений (Taylor, 1990). Сходным образом механизмы переноса фосфатов и углерода между грибом и растением также имеют древнее происхождение. Это обстоятельство во многом определило их последующую коэволюцию. Как справедливо подчеркивалось, «кардинальная перестройка органического вещества в геологических процессах не приводит к превращению исходных биохимических соединений в однородный геополимер. Напротив, исходные биополимеры, превращаясь в своего рода молекулярные ископаемые, сохраняют структурную индивидуальность, которая не утрачивается даже на высоких стадиях метаморфизма» (Кизильштейн, Шпицглуз, 1999 : 33).

В девоне у представителей практически всех предковых групп основных филетических линий сосудистых растений выявлены микобионты, располагавшиеся в нижних частях осевых структур. Независимое существование грибных эндосимбионтов у представителей анцестральных групп нескольких различных филетических линий сосудистых растений в девоне заставляло предположить, что первоначальная микофитная ассоциация могла возникнуть значительно раньше. Риниофиты (отдел *Rhyniophyta*), как известно, являются тем первичным филогенетическим

узлом, в котором переплетаются начальные звенья эволюции высших растений. Вероятно, риниофиты и плауновидные имели общие корни, уходящие в самый ранний силур или даже в ордовик.

Действительно, в самые последние годы исследованные палеомикологические образцы, так же как и молекулярные данные, свидетельствуют о том, что возникновение порядка *Glomales* относится к еще более раннему периоду, к ордовику (460 млн. лет назад), совпадая по времени с освоением суши самыми первыми наземными растениями. Такое заключение было основано на анализе структур фоссилизированных гиф и спор из отложений Гуттенбергской формации штата Висконсин (США). Ордовикский представитель *Glomales* описан как *Palaeoglomus grayi* Redecker, Kodner et Graham (Redecker et al., 2002). При секвенировании рДНК гиф и спор этих образцов этого вида было выявлено значительное генотипическое разнообразие. При этом были установлены две глубоко дивергировавшие линии на уровне семейств, представленные двумя вновь описанными родами *Archaeospora* и *Paraglomus* (Redecker, 2002). Это отодвигает время возникновения порядка *Glomales* в еще более ранние сроки (на 600 млн. лет назад), чем считалось прежде (Pirozynski, Dalpé, 1989; Berbee, Taylor, 1995).

Лишайники. Лишайники являются группой симбиотических организмов, связанных своим происхождением главным образом с аскомицетами. Находки лишайников в ископаемом состоянии крайне малочисленны, несмотря на их несомненно широкое распространение в различные периоды истории растительности. Одной из причин этого является отсутствие убедительных свидетельств взаимодействия кобионтов. Первые сообщения о находках лишайников в ранних геологических отложениях были либо ошибочными, либо неубедительными. Сомнителен и описанный в строматолитах докембрия (Южная Африка) *Thuchomyces lichenoides* (Hallbauer et al., 1977), поскольку признаки, легшие в основу его описания, косвенные, абиотические (Klappa, 1979); кроме того, у этого вида признаки наличия фотобионта отсутствуют. Также неубедительна трактовка раннего энгиматика из среднего девона *Spongiophyton* как организма лишайниковой природы (Stein et al., 1993). Подобное заключение основывается лишь на том обстоятельстве, что клетки внешней кутикулы имеют сходство с гифами грибов, но ничего не известно о внутренней структуре этого таллоидного организма.

Образцы наиболее древнего и полно описанного цианолишайника, которому дано родовое название *Winfrenatia*, обнаружены в Райниевых чёртах девона Шотландии (Taylor, Hass et al., 1955; Taylor et al., 1997). Таллом этого ископаемого лишайника состоит из тонких лентовидных структур приблизительно 1—2 мм толщ., образуемых ценоцитными грибными гифами 1—4 мкм толщ. На поверхности подобных образований располагаются многочисленные трехмерные ячейки (nets) из гиф, примерно 25 мкм в диам., варьирующие по форме от округлых до шестиугольных. В центре каждой ячейки расположена клетка фотобионта 15 мкм в диам. или их небольшие скопления. Клетки фотобионта окружены довольно толстой слизистой оболочкой, причем у некоторых клеток в клеточных стенках обнаруживаются слабые инвагинации в местах контакта с гифами. Наличие подобных инвагинаций, а также тот факт, что гифы окружают практически каждую из клеток фотобионта, свидетельствуют о существовании взаимодействий между бионтами. Фотобионт обладает признаками, характерными для коккоидных цианобактерий родов *Gloeocapsa* и *Chroococcidiopsis*. Поскольку у микобионта не было обнаружено каких-либо репродуктивных структур, его точное таксономическое положение определено не было, но отмечена близость микобионта к видам класса *Zygomycetes*. Размножение лишайника осуществлялось эндоспорами и соредиями (Taylor et al., 1997). По-

добные девонские цианолишайники были способны заселять новые экологические ниши в виде скал, способствуя процессам почвообразования.

В палеонтологической коллекции БИН РАН в образцах кремнистых сланцев раннедевонского возраста (Райниевые чёрты, Шотландия) также выявлен и изучен цианолишайник *Winfrenatia*. Новые данные, показали, что боковые стенки этих вместилищ в действительности состоят из слизистых влагалищ нитчатых цианобактерий, в некоторых из которых была обнаружена свободноживущая нитчатая цианобактерия, сходная с некоторыми представителями современных Nostocales. Авторы же описанного рода не имели данных о строении стенок вместилищ коккоидов, ошибочно предполагая, что они состоят из переплетения грибных гиф.

Из палеозоя (живет Центрального Казахстана) описан вид листоватого лишайника *Flabellitha elinae* Krassilov et Jurina (Юрина, Красилов, 2002). Вывод о предполагаемой принадлежности исследованных остатков к вымершим лишайникам был сделан на основе сравнения их микроструктуры с современными листоватыми лишайниками родов *Parmelia* или *Peltigera*. Однако у этого организма не были выявлены апотеции микобионта или какие-либо признаки взаимоотношений между кобионтами, что мешает безоговорочно признать в этом организме лишайник.

К сожалению, лишайники из отложений перми, триаса и карбона пока не обнаружены, хотя нет сомнений, что они существовали в эти геологические периоды.

Лишь из третичного периода описываются лишайники хорошей сохранности. Одним из них является эпифитный лишайник рода *Strigula* (Sherwood-Pike, 1985b), который первоначально был описан из эоцена Теннесси как аскомицет рода *Pelicothallos* семейства *Microthyriaceae* (Dilcher, 1965). Строение микофоссилий этих видов, обитавших на стволе хвойного дерева, показывает, что морфологические особенности видов этих двух родов лишайников, по крайней мере, десятки миллионов лет оставались практически неизменными. В янтаре возрастом 20 млн. лет на основе образцов хорошей сохранности описан вид лишайника *Chaenothecopsis bitterfeldensis* Rikkinen et Poinar (сем. *Mycocaliciaceae*) (Rikkinen, Poinar, 2000), а в янтаре возрастом 40 млн. лет обнаружен представитель рода *Anzia* (*Lecanorales*) (Rikkinen, Poinar, 2002). В балтийском янтаре возрастом 55—35 млн. лет обнаружены два вида калициоидных лишайников, сходные по морфологии с современными представителями родов *Calicium* и *Chaenotheca*. Видовую принадлежность этих лишайников определить не удалось вследствие того, что не были идентифицированы фитобионты (Rikkinen, 2003).

Предложена новая интерпретация закономерностей захоронения (тафономии) бесскелетных вендских организмов, структура тел которых ранее рассматривалась как студенистая и мягкая, наподобие структур тел червей или медуз. Лишайники с их структурированным хитином представляют собой более жизнеспособную модель, позволяющую в известной мере объяснить хорошую консервацию организмов вендобиоты, так же как и ряд других черт, которые теперь могут быть пересмотрены с этой новой точки зрения. В частности, микроскопические трубчатые структуры и темноокрашенные клетки в поздних докембрийских остатках захоронений вендобиоты из Намибии и Китая (600 млн. лет) были интерпретированы как составные элементы лишайников (Retallack, 1994). Однако эта гипотеза имеет слабое биологическое обоснование (Taylor et al., 1997). Еще ранее постулировалось, что грибы вместе с метазоа, актиномицетами и первичными споровыми растениями могли занимать определенное место в биоте венда (Соколов, Федонкин, 1988). Выдвинута гипотеза, согласно которой, по крайней мере, отдельные фоссилии эдиакария Ньюфаундленда, включая представителей *Aspidella*, *Charnia* и *Charniodiscus*.

по биологическим свойствам могут быть отнесены к представителям царства грибов (Peterson et al., 2003). Эти организмы были многоклеточными или многоядерными, обитали ниже световой зоны, были лишены подвижности и обнаруживали закономерности роста, характерные для грибных организмов. Тот факт, что организмы вендобиоты обитали в морях, не препятствует интерпретации этих организмов как грибных, поскольку многие современные представители грибного царства также произрастают в морях.

Интригующей для палеомикологии выглядит также современная интерпретация растений рода *Prototaxites*, имевших широкое географическое распространение и часто обнаруживаемых в отложениях девона. Эти растения были крупнейшими наземными организмами раннего и среднего девона (400—350 млн. лет назад), достигая 2—8 м выс. и более 1 м в диам. Виды *Prototaxites* часто относили к бурым водорослям (Мейен, 1987) и обычно рассматривали как одних из первопоселенцев суши и как связующее звено между водорослями и высшими сосудистыми растениями.

Современная симбиогенная гипотеза о природе представителей рода *Prototaxites* (и, по-видимому, близкородственных ему родов) заключается в предположении, что организм *Prototaxites* представляет собой огромный многолетний спорофор гомобазидиомицета с сапротрофным способом питания и развитым наземным мицелием (Hueber, 1999, 2001). Спорофоры, по-видимому, обеспечивались питанием от гниющих растений с помощью крупных ризоморф. Еще ранее A. H. Church (1919) отмечал сходство этого растения с грибами. Известна также его попытка вывести из грибного кобионта *Prototaxites* все наземные свободноживущие грибы. Основанием для такого смелого предположения явилось микроскопическое строение таллома *Prototaxites*, которое было первоначально исследовано R. Schmid (1976) и позднее более детально F. M. Hueber (1999, 2001). Таллом *Prototaxites* состоит из двух типов перемежающихся филаментов. Первый тип представляют неветвящиеся, лишенные септ трубочки 20—50 мкм в диам. и толщиной клеточных стенок 2—6 мкм. Этот тип трубочек Hueber интерпретировал как микосклереиды базидиомицетов. Второй тип представлен обильно ветвящимися филаментами 5—10 мкм в диам., анастомозирующими между собой, несущими пряжки и составляющими основной матрикс растения. Эти филаменты имеют септы, несущие мелкие споры с окаймлениями, сходными с долипоровыми септами базидиальных грибов. Между септами второго типа различимы более короткие и тонкие гифы, не анастомозирующие между собой и не имеющие септ и пряжек. В целом консистенция тканей *Prototaxites* соответствует тримитической системе современных афиллофоровых грибов, состоящей, как известно, из скелетных, связывающих и генеративных гиф. Отметим, что еще ранее у близкого к роду *Prototaxites* рода *Protosalvinia* отмечены репродуктивные структуры, весьма напоминающие спорокарпы грибов, а также гифоподобный таллом, сходный с псевдопаренхимой грибов (Arnold, 1954). Основные возражения против гипотезы Hueber сводятся к следующему. Во-первых, в палеонтологическом материале не выявлены какие-либо половые структуры (базидии, базидиоспоры, стеригмы), которые неоспоримо подтверждали бы базидиальную природу *Prototaxites*. Второе возражение состоит в том, что трудно объяснить возникновение и поддержание в ценозе столь значительной биомассы сапротрофов с их крупными спорофорами, возвышающимися над мелкими и слабо развитыми фотосинтезирующими травами и кустарниками при слабо развитом почвенном покрове. Чтобы преодолеть эти несоответствия, было выдвинуто предположение, что данное растение, помимо сапротрофного способа питания, обладает также и фотосинтетическими функциями (Selosse, 2002), т. е. имеет как бы лишайниковую

природу. Такое предположение соответствовало бы трофо-ценотическому сценарию освоения суши и подчеркивало бы ключевое значение процесса коэволюции грибов и растений в освоении суши и их дальнейшей совместной эволюционной судьбе.

Эктомикориза, формирование которой обычно вызывается агариковыми базидиальными грибами, получила первоначальное развитие в триасе одновременно с голосеменными. Развитие эктомикориза получила в середине мела, оказывая влияние в основном на эволюцию растительных сообществ (филоценогенез). Для образования эктомикоризы требуются развитые почвы, которые в девоне еще не были сформированы, поэтому девонские леса были свободны от эктомикоризных грибов. Современные эктомикоризы характерны для муллей и модеров, однако такие почвы сформировались лишь в карбоне (Wright, 1985). Обоснованным выглядит предположение о сравнительно позднем гетерохронном и политопном развитии эктомикоризы от сапро- и некротрофии (Lewis, 1973). Анализ филогенетического древа *Basidiomycota* свидетельствует, что различные таксономические группы базидиомицетов в течение своей истории неоднократно приобретали или утрачивали эктомикоризные свойства (Halling, 2001; Wilkinson, 2001). Оценка времени возникновения эктотрофной микоризы на основе существующих достоверных палеомикологических находок оценивается либо примерно в 130 млн. лет назад (Taylor, 1990), либо в 200 млн. для эктомикоризы и 100 млн. лет назад для эрикоидной микоризы (Cairney, 2000). Вместе с тем утверждение, что позднедевонские леса были лишены эктомикориз, подвергалось сомнению (Stubblefield, Taylor, 1988). В частности, в палеопочвах нижнего карбона отмечена деятельность эктомикориз, выражающаяся в образовании специфичных, так называемых иглистых кальцитов. Формирование подобных почвенных структур связано с жизнедеятельностью эктомикоризных грибов вокруг корней растений (Wright, 1986), что согласуется с явлением кальцификации гиф базидиомицетов с образованием иглистых кальцитов и в современных почвах (Callot et al., 1985). Это первое и, по-видимому, единственное косвенное свидетельство присутствия эктомикориз в карбоне. Имеются сообщения о формировании специфичных для эктомикоризы узелковых структур на латеральных корешках или резком укорочении таких корешков у хвойных в мелу (Cantrill, Douglas, 1988) или в среднем миоцене на корнях *Metasequoia milleri* (Basinger, 1981). В обоих случаях мицелий развивался в коре корней, но образования сети Гартига отмечено не было. Это заставляет предположить, что, скорее, в этих случаях имело место внедрение в корни мицелия сапротрофных грибов (Taylor, Osborn, 1996). Более достоверное сообщение о нахождении ископаемой эктомикоризы в корнях сосны относится к эоцену. В этом случае имелись достоверные свидетельства присутствия в корнях развитой сети Гартига. Ископаемый возбудитель микоризы по характеру развития мицелия наиболее близок современным представителям *Rhizopogon* или *Suillus* (Lepage et al., 1997).

Паразиты

Грибные паразиты являются неизменными спутниками высших растений, начиная с сформирования первых наземных экосистем.

Glomerales. Признаки паразитизма обнаруживаются уже у первых видов *Glomus* в тканях видов *Rhynia* и *Aglaophyton*, которые традиционно рассматриваются как симбиотрофы. В частности, характерными особенностями вида *Glomites sporocarpoides* являются хорошо выраженные у него патогенные свойства. Эти свойства

гриба проявляются в активном заселении растения мицелием осевых органов, в образовании обширных некротических зон в тканях, а также в замещении везикулами и формирующимися спорокарпами ассимиляционных тканей растения. Объем замещенной ткани растения развивающимися спорокарпами гриба может быть весьма значительным, особенно на заключительных стадиях развития. В нижнем девоне ткани *Rhynia* несут следы раневых реакций. Патологические признаки этих поражений проявляются в виде некрозов и следов гипертрофии клеток, примыкающих к зонам повреждений. Хотя чаще предполагается, что эти поражения являются реакциями растений на атаки фитофагов (Kevan et al., 1975; Scott, Taylor, 1983), но не исключена возможность участия в такого рода поражениях и грибов. Сообщается о раневых тканевых реакциях в перидерме *Psilophyton* с образованием слоя феллемы и клеток феллодермы (Banks, 1981; Trant, Gensel, 1985). Также в раннем девоне обнаруживаются признаки микопаразитизма, проявляющиеся в образовании специфических вздутий (callosities) на внутренней оболочке грибных спор. Это свидетельствует, что клетки хозяина были живыми в момент их взаимодействия с грибом (Hass et al., 1994).

***Ustilaginales* и *Uredinales*.** Сообщения о нахождении спор ржавчинных и головневых грибов начиная с третичного периода довольно многочисленны. Из палеоценэоценовых отложений сапропелевых углей Енисейского кряжа отмечены хорошо сохранившиеся телиоспоры *Phragmidium rubi-ideae* (Попов, 1967). Телиоспоры ржавчинных грибов рода *Puccinia* обнаружены в отложениях третичного периода штата Кентукки, США (Wolf, 1969). В глинах третичного периода (сарматская флора Армении) регулярно встречаются споры ржавчинных грибов (*Phragmidites*, *Pucinites*, *Uredites*, *Uromycites*, *Ustilagites*, *Urocystites*) (Тетеревникова-Бабаян, Таслахчян, 1970).

В чéртах Принцетон (Британская Колумбия, Канада) среднего эоцена третичного периода (возраст 100 млн. лет) на листьях и плодах растений хорошо сохранились разнообразные грибные сообщества. В пыльниках цветков не идентифицированного представителя сем. *Aponogetonaceae* выявлены грибные споры 6—8 мкм в диам. с ямчатым экзоспорием. Споры в пыльцевых камерах полностью замещают пыльцу растений. Данный вид гриба наиболее близок по строению спор и характеру поражения современному виду головневых *Microbotryum violaceum* (Pers: Pers.) Deml et Oberwinkler (Currah, Stockey, 1991; Lepage et al., 1994), чьи сорусы замещают пыльцевые камеры современных представителей сем. *Caryophyllaceae*.

Berbee и Taylor (1993) на основе молекулярных данных предполагают, что дивергенция порядка *Uredinales* от основного ствола базидиомицетов осуществилась 310 млн. лет назад, что совпадает с заключением D. B. O. Savile (1955) о том, что ржавчинные возникли как паразиты ранних сосудистых растений. Порядки *Ustilaginales* и *Tilletiales* сформировались примерно 230 млн. лет назад на ранних однодольных. Однако все эти предположения пока не нашли подтверждения палеомикологическими материалами.

Эпифиты

***Deuteromycota*.** Достоверные признаки существования дейтеромицетов известны в геологических стратах с мезозоя, кайнозоя и третичного периода, в которых обнаруживаются одно- и многоклеточные характерные для этой группы споры (Чигуряева, 1953, 1956; Бенеш, 1960; Попов, 1962, 1967 и др.). В частности, В. А. Поповым (1959, 1962) в образцах мезо-кайнозойских и третичных осадочных пород на

территории юго-восточной части Западно-Сибирской низменности и Енисейского кряжа выявлены ископаемые грибы более 100 форм (видов), среди которых удалось идентифицировать споры как аскомицетов, так и несовершенных грибов из родов *Diplodia*, *Hendersonia*, *Septonema*, *Cladosporium*, *Coryneum* и других. В глинах третичного периода сарматской флоры Армении обнаружены споры около 20 родов дейтеромицетов (Тетеревникова-Бабаян, Таслахчян, 1977).

В чёртах Принцетона на остатках растений обнаружены и иллюстрированы, кроме представителей сумчатых грибов порядка *Dothideales*, также разнообразные представители *Deuteromycetes*, близкие современным видам родов *Ascochyta*, *Cercospora*, *Alternaria* и других (Lepage et al., 1994). Из отложений верхнего мела (штаты Айдахо и Орегон, США) выявлены многочисленные крупные геликоидные споры, подобные спорам современных водных гифомицетов родов *Helicoon* и *Helicodendron* (Sherwood-Pike, 1988). Из отложений верхнего мела Индии (Маастрихт) описан несовершенный гриб *Diplodites sweetii* (Kalgutkar et al., 1993). Несколько новых родов и видов дейтеромицетов в отложениях с возрастом от маастрихта до олигоцена описано из Канады и Индии (Kalgutkar, Sigler, 1995). Гриб, близкий к роду *Helminthosporium*, обнаружен в угольных отложениях третичного периода Малайзии (Trivedi, Srivastava, 1985). Грибные колонии дейтеромицетов описаны и иллюстрированы в отложениях янтаря возрастом 15—45 млн. лет в Доминиканской республике. У гриба, по морфологии предположительно относящегося к роду *Geotrichum*, отмечены характерные цилиндрические артроконидии (Rikkinen, Poinar, 2001), хотя тип конидиогенеза с определенностью определить не удалось.

В мелу на двуполых шишках представителя цикадовых *Cycadeoidella japonica* Ogura идентифицированы три вида *Coelomycetes* с отчетливыми признаками формирования конидий, характерными для этой группы дейтеромицетов (Watanabe et al., 1999). Каждый из 3 целомицетов описан как новый род: *Archephoma*, *Palaeodiplodites* и *Meniscoideisporites*. Отмечены также многочисленные другие формы грибов, которые относятся к представителям *Deuteromycetes*. Их более точная идентификация затруднена из-за недостатка достоверных морфологических признаков.

Следует иметь в виду, что некоторые из представителей дейтеромицетов, трактуемые здесь как эпифиты, могут обладать паразитическими свойствами или быть чистыми сапротрофами. Что касается эндофитных грибов, то грибы в органах и тканях растений различных таксономических групп регулярно встречаются во все геологические периоды, начиная с девона.

Заключение

Палеонтологические материалы свидетельствуют о сложившемся к девону развитому морфофонду грибов различных трофических групп. Одновременно с наземными растениями совершалась наземная адаптивная радиация грибов, которая происходила ускоренными темпами с середины ордовика (460 млн. лет назад). В этот период существовали основные макротаксоны грибов (аскомицеты. базидиомицеты, зигомицеты, трихомицеты) и грибоподобных организмов (оомицеты, хитридиомицеты) со сложившимися весьма разнообразными отношениями с растениями и животным миром (симбиоз, мутуализм, паразитизм, комменсализм). Очевидно, что непосредственное время возникновения грибов и их предковых форм следует отнести к более ранним временам. Именно в девонских экосистемах уже были заложены важнейшие формы и механизмы отношений между организма-

ми автотрофного и гетеротрофного блоков, определившие в дальнейшем многообразие наземных экосистем. Не вызывает сомнений, что грибные организмы играли важную роль в освоении грибами наземных пространств и оказывали влияние на эволюционную судьбу высших растений.

Если принять как справедливое суждение о том, что главные линии грибов дивергировали примерно 1 млрд. лет назад (Knoll, 1992), то неудивительно, что различные трофические группы грибов в палеозое уже были весьма разнообразными. Древнейшая датировка эволюции эукариотов, по данным геносистематики, оценивает отделение грибов от линий животных и растений в 1.6 млрд. лет (Heckman et al., 2001). Существуют и более ранние датировки происхождения грибов (возможно, правильнее говорить об их предковых формах) в 2.4 млрд. лет (Schopf, 1993; Розанов, 2003). Точное время колонизации суши эукариотами до сих пор остается предметом дискуссий. Первые фоссилии наземных растений и грибов известны из отложений возрастом 480—460 млн. лет. В то же время при анализе секвенсов из Банка генов с использованием концепции «молекулярных часов» получены свидетельства о значительно более раннем заселении суши эукариотами в докембрии, примерно 700 млн. лет назад (Heckman et al., 2001). Однако последующие оценки времени возникновения наземной растительности с использованием пластидных генов совпадают с палеоботаническими данными (425—490 млн. лет) (Sanderson, 2003).

Происхождение и расхождение анцестральных групп *Glomeromycota*, *Ascomycota* и *Basidiomycota* могло осуществиться в докембрии, так что эти главные линии грибов, скорее всего, заселяли землю независимо друг от друга, что не исключает возможности появления крупных макротаксонов грибов или грибоподобных организмов в более поздние сроки. В частности, по палеомикологическим данным, миксомицеты известны только с эоцена (50—35 млн. лет), так что возникновение этой группы организмов не имело место в палеозое. Самая ранняя находка миксомицета, определенного как *Arcyria sulcata* Dörfelt et Schmidt (*Myxogasteromycetidae*) в балтийском янтаре (Германия), подтверждает эту точку зрения (Dörfelt et al., 2003).

Для объяснения причин сложившегося таксономического разнообразия эукариотов и их сосуществования уже на самых ранних этапах эволюции биосферы был выдвинут ряд предположений. Перспективной представляется гипотеза «молекулярного взрыва», известная как гипотеза «биг-банг» (Philippe, Adoutte, 1998). Гипотеза сформулирована после сопоставления молекулярных деревьев ряда макротаксонов эукариотов (включая грибы), построенных с использованием как 18s РНК, так и консервативных белков (актина и бета-тубулина). Согласно этой гипотезе, многие или большинство таксономических групп эвкариотов произошли в результате множественной и относительно одномоментной взрывной диверсификации большей части таксонов эукариотов (если не всех из них). Как и в случае для других быстрых кладогенетических событий, подобную радиацию трудно выявить с использованием традиционных подходов с помощью молекулярного секвенирования. В пределах образовавшейся в результате «взрыва» широкой радиации эукариотов все же оказалось возможным молекулярными методами идентифицировать сравнительно небольшое число хорошо различимых монофилетических групп (среди них *Metazoa* + *Fungi* и *Chlorobionta* + *Rhidibionta*) (Philippe, Adoutte, 1998).

В последнее время в палеомикологии отчетливо наблюдается тенденция на основе новых фактов относить время возникновения конкретных таксономических групп ко все более ранним срокам. Сходные тенденции отмечаются также в па-

леоботанике, палеозоологии и палеомикробиологии (Федонкин, 2003; Розанов, 2003, и др.). Можно предположить, что в последующем подобная тенденция сохранится.

Геологическая шкала происхождения грибов, разработанная Berbee и Taylor (1993), констатирует значительно (на 100—120 млн. лет) заниженные сроки происхождения макротаксонов грибов. Кроме аскомицетов, оценка времени возникновения оказалась заниженной и в отношении других групп грибов (базидиомицетов, и несовершенных грибов). Очевидно, что временна́я шкала этих авторов требует корректировки с учетом новейших достоверных палеомикологических находок и использования их в качестве дополнительных точек отсчета.

Следует заметить, что при сопоставлении данных по происхождению высших растений, получаемых на основе молекулярных и палеоботанических данных, картина прямо противоположна тому, что констатировано выше в отношении грибных макротаксонов. А именно, в первом случае молекулярные данные обычно свидетельствуют о более древнем происхождении таксонов высших растений, чем известные палеоботанические данные. Например, по данным геносистематики, происхождение покрытосеменных произошло примерно 360 млн. лет назад (Goremykin et al., 1996; Антонов, 2000), тогда как наиболее ранняя из сравнительно достоверных находок покрытосеменного растения рода *Archaefructus* известна из отложений верхней юры Китая (Sun et al., 1998), т. е. 130 млн. лет назад.

Несмотря на многие несовершенства в существующей палеомикологической летописи, исследования микофоссилий продолжают оставаться единственным надежным методом, способным подтвердить или скорректировать эволюционные и крупные экологические заключения, основанные как на сравнительно морфологическом анализе современных форм, так и на данных геносистематики. Ключи к решению вопросов о происхождении крупных таксонов грибов продолжают находиться в руках палеоботаников и палеомикологов. Существующие противоречия между палеоботаническими и молекулярными данными начнут разрешаться только через несколько лет, когда как гербарные (и культуральные), так и ископаемые образцы грибов станут объектами молекулярной биологии.

Благодарности

Работа выполнена благодаря частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49699) и гранта по программе президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы». Весьма благодарен А. Е. Васильеву за просмотр рукописи и ценные критические замечания. Благодарен также Н. С. Снигиревской — куратору палеоботанической коллекции БИН РАН за предоставленную возможность ознакомления с материалами коллекции растений раннего девона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. С. Растения и животные — «живые ископаемые» // Природа. 2000. Т. 10. С. 73—78.

Бенеш Л. Палеомикология — новое направление микроскопических исследований углей // Изв. АН РАН. Сер. геолог. 1960. Т. 11. С. 39—47.

Заварзин Г. А. Прошлое отбирает будущее // Вестн. РАН. 2004. Т. 74. Вып. 9. С. 813—822.

Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. Санкт-Петербург. СПб., 1993. 118 с. Тр. БИН РАН. Вып. 9.

Каратыгин И. В. Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 13—20.

Каратыгин И. В., Снигиревская Н. С. Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микол. и фитопатол. 2004. Т. 38. Вып. 5. С. 15—31.

Каратыгин И. В., Снигиревская Н. С., Демченко К. Н. Виды рода *Glomites* как микобионты растений экосистем раннего девона // Палеонтол. журн. 2005.

Кизильштейн Л. Я., Шпицглуз А. Л. Анатомический атлас растений-углеобразователей палеозоя. Ростов-на-Дону, 1999. С. 1—57.

Красилов В. А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М., 1967. 265 с. + 93 табл.

Красилов В. А., Макулбеков Н. М. Первая находка грибов гастеромицетов (*Gasteromycetes*) в меловых отложениях Монголии // Палеонтол. журн. 2003. Т. 37. № 4. С. 103—106.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 404 с.

Попов П. А. Ископаемые грибы в третичных отложениях Енисейского кряжа // ДАН СССР. 1959. Т. 128. № 4. С. 827—829.

Попов П. А. Ископаемые грибы Западно-Сибирской низменности и Енисейского кряжа // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 11. С. 1596—1610.

Попов П. А. Микроскопические грибы как объект палеонтологических исследований // Микол. и фитопатол. 1967. Т. 1. Вып. 2. С. 158—164.

Розанов А. Ю. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние эволюции биосферы // Палеонтол. журн. 2003. Т. 37. № 6. С. 41—49.

Снигиревский С. М. Загадочный представитель первых наземных лесных биоценозов // Загадочные организмы в эволюции и филогении: Тез. докл. Всесоюз. симп. М., 1996. С. 83—84.

Соколов Б. С., Федонкин М. А. Ранние этапы развития жизни на Земле // Современная палеонтология. Методы, направления, практическое приложение. М., 1988. С. 118—141.

Тетеревникова-Бабаян Д. Н., Таслахчян М. Г. Новые данные об ископаемых грибных спорах в Армении // Микол. и фитопатол. 1970. Т. 4. Вып. 2. С. 159—164.

Тетеревникова-Бабаян Д. Н., Таслахчян М. Г. О новых видах ископаемых грибов из Армянской ССР // Новости систематики низших растений. 1977. Т. 14. С. 119—122.

Федонкин М. А. Сужение геохимического базиса жизни и эвкариотизация биосферы: причинная связь // Палеонтол. журн. 2003. Т. 37. № 6. С. 33—40.

Чигуряева А. А. Материалы по микроскопическим остаткам ископаемых грибов из третичных отложений СССР // Бот. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР. 1953. Т. 9. С. 109—114.

Чигуряева А. А. Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Харьков, 1956. 49 с.

Юрина А. Л., Красилов В. А. Лишайникоподобные остатки из живета Центрального Казахстана // Палеонтол. журн. 2002. Т. 36. № 5. С. 100—108.

Ячевский А. А. Основы микологии. М.; Л., 1933. 1036 с.

Arnold C. A. Fossil sporocarps of the genus *Protosalvinia* Dawson, with special reference to *P. furcata* (Dawson) comb. nov. // Svensk Bot. Tidsckr. 1954. Vol. 48. N 2. P. 292—300.

Banks H. P. Peridermal activity (wound repair) in the Early Devonian (Emsian) trimerophye from the Gaspe' Peninsula, Canada // Palaeobotanist. 1981. Vol. 28—29. P. 20—25.

Basinger J. F. The vegetative body of *Metasequoia milleri* from Middle Eocene of southern British Columbia // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. P. 2379—2410.

Berbee M. L., Taylor J. W. Dating the evolutionary radiations of the true fungi // Can. J. Bot. 1993. Vol. 71. N 8. P. 1114—1127.

Berbee M. L., Taylor J. W. From 18S ribosomal sequence date to evolution of morphology among the fungi // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73. Suppl. 1. P. S677—S683.

Berbee M. L., Taylor J. W. Fungal molecular evolution: gene trees and geologic time // Systematics and Evolution. Part B. *Mycota.* A comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Res. Eds Esser K., P. A. Lemke. Berlin, 2001. Vol. 7B. P. 229—245.

Boullard B., Lemoigne Y. Les champignons endophytes du *Rhynia gwynne-vaughanii*: e'tude morphologique et de'ductions sur leur biologie // Le Botaniste. 1971. Vol. 5. Fasc. 1—6. P. 49—89.

Brown R. W. A fossil shelf-fungus from North Dakota // J. Washington Acad. Sci. 1936. Vol. 26. P. 460—462.

Brown R. W. A fossil misidentified as shelf-fungi // J. Washington Acad. Sci. 1938. Vol. 28. P. 130—131.

Burford E. P., Kierans M., Gadd G. M. Geomycology: fungi in mineral substrats // Mycologist. 2003. Vol. 17. Pt. 3. P. 98—107.

Cairney J. W. G. Evolution of mycorrhiza systems [Review] // Naturwissenschaften. 2000. Bd 87. H. 11. S. 467—475.

Callot G., Guyon A., Mousain D. Interrelations entre aiquilles de calcite et hyphes mycelines // Agronomie. 1985. Vol. 5. N 3. P. 209—216.

Cantrill D. J., Douglas J. G. Mycorrhizal conifer roots from the Lower Cretaceius of the Otway Basin Victoria // Austral. J. Bot. 1988. Vol. 36. N 3. P. 252—272.

Church A. H. Thallasiophyta and the subaerial transmigrant // Botan. memor. (Oxford). 1919. Vol. 3. P. 1—95.

Currah R. S., Stockey R. A. A fossil smut fungus from the anthers of an Eocene angiosperms // Nature. 1991. Vol. 350. N 6320. P. 698—699.

Dennis R. L. A middle Pennsylvanian basidiomycete mycelium with clamp connections // Mycologia. 1970. Vol. 62. N 3. P. 578—584.

Dennis R. L. Palaeosclerotium, a Pennsylvanian age fungus combining features of modern ascomycetes and basidiomycetes // Science. 1976. Vol. 192. N 424. P. 66—68.

Dilcher D. L. Epiphyllous fungi from Eocene deposits in western Tennessee, USA // Palaeontographica. 1965. Abt. B. Vol. 116. P. 1—54.

Dörfelt H., Schmidt A. R., Ullmann P., Wunderlich J. The oldest myxogastyroid slime mould // Mycol. Res. 2003. Vol. 107. N 1. P. 123—126.

Goremykin V., Bobrova V., Pahnke J., Troitsky A., Antonov A., Martin W. Noncoding sequences from slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to rbcL data do not support gnatalean affinities of angiosperms // Molecular Biol. Evol. 1996. Vol. 13. P. 383—396.

Gray J. The microfossil record of early land plants: Advances in understanding of early terresrialization, 1970—1984 // Philos. Trans. R. Soc. London. 1985. Vol. 309B. P. 167—195.

Hallbauer D. K., Jahns H. M., Beltmann H. A. Morphological and anatomical observations on some Precambrian plants from the Witwatersrand, South Africa // Geol. Rundsch. 1977. Vol. 66. P. 477—491.

Halling R. E. Ectomycorrhizae: Co-evolution, significance, and biogeography // Ann. Missouri Bot. Gard. 2001. Vol. 88. N 1. P. 5—13.

Hass H., Taylor T. N., Remy W. Fungi from the Lower Devonian Rhynie Chert: mycoparasitism // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 1. P. 29—37.

Heckman D. S., Geiser D. M., Eidell B. R., Stauffer R. L., Kardos N. L., Hedges S. B. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. 2001. Vol. 293. N 5532. P. 1129—1133.

Hibbett D. S., Grimaldi D., Donoghue M. J. Cretaceous mushrooms in amber // Nature. 1995. Vol. 377. N 6549. P. 487.

Hibbett D. S., Donoghue M. J., Tomlinson P. B. Is *Phellinites digiustoi* the oldest *Homobasidiomycete*? // Amer. J. Bot. 1997 a. Vol. 84. N 7. P. 1005—1011.

Hibbett D. S., Grimaldi D., Donoghue M. J. Fossil mushrooms from Miocene and Cretaceous ambers and the evolution of *Homobasidiomycetes* // Amer. J. Bot. 1997b. Vol. 84. N 7. P. 981—991.

Hibbett D. S., Pine E. M., Langer E., Langer G., Donoghue M. J. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences // Proc. Nati. Acad. Sci. U. S. A. 1997 c. Vol. 94 (22). P. 12 002—12 006.

Hibbett D. S., Binder M., Wang Z. Another fossil agaric from Dominian amber // Mycologia. 2003. Vol. 95. N 4. P. 685—687.

Hueber F. M. Rotted wood-alga-fungus: history and life of *Prototaxites* // Abstr. XVI Intern. Bot. Congr. 1999. N 2844. P.

Hueber F. M. Rotted wood-alga-fungus: history and life of *Prototaxites* Dawson 1859 // Rev. Palaeobot. Palynol. 2001. Vol. 116. P. 123—158.

Kalgutkar R. M., Nambudiri E. M. V., Tidwell W. D. Diplodites sweetii sp. nov. from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Deccan Intertrappean Beds of India // Rev. Palaeobot. Palynol. 1993. Vol. 77. P. 107—118.

Kalgutkar R. M., Sigler L. Some fossil fungal form-taxa from Maastrichtian and Palaeogene age // Mycol. Res. 1995. Vol. 99. N 5. P. 513—522.

Kar R. K., Sharma N., Agarwal A., Kar R. Occurrence of fossil-wood rotters (*Polyporales*) from the Lameta Formation (Maastrichtian), India // Curr. Sci. 2003. Vol. 85. N 1. P. 37—40.

Kevan P. G., Chaloner W. G., Savile D. B. O. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants // Palaeontology. 1975. Vol. 18. P. 391—407.

Kidston R., Lang W. H. On old red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed (Aberdeenshire). Part 5 // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1921. Vol. 52. P. 855—902.

Klappa C. F. Lichen stromatolites: criterion for subaerial exposure and a mechanism for the formation of laminar calcretes (caliche) // Sediment. Petrol. 1979. Vol. 49. P. 387—400.

Knoll A. H. The early evolution of eukaryotes: a geological perspective // Science. 1992. Vol. 256. N 5057. P. 622—627.

Korf R. P. A purported fossil discomycete: *Ascodesmites* // Mycotaxon. 1977. Vol. 6. N 1. P. 193—194.

Krassilov V. A. Orestovia and the origin of vascular plants // Lethaia. 1981. Vol. 14. N 3. P. 235—250.

Lemoigne Y., Zdebska D. Structures problematiques observées dans des axes provenant du chert devonien de Rhynie // Acta Palaeobot. 1980. Vol. 21. N 1. P. 3—8.

Lepage B. A., Currah R. S., Stockey R. A. The fossil fungi of the Princeton chert // Intern. J. Plant Sci. 1994. Vol. 155. N 6. P. 828—836.

Lepage B. A., Currah R. S., Stockey R. A., Rothwell G. W. Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 3. P. 410—412.

Lewis D. H. Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy // Biol. Rev. 1973. Vol. 48. N 2. P. 261—278.

Magallón-Puebla S., Cevallos-Ferris S. R. S. A fossil earthstar (*Geastraceae, Gasteromycetes*) from the Late Cenozoic of Puebla, Mexico // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. N 10. P. 1162—1167.

Malloch D. W., Pirozynski K. A., Raven P. H. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1980. Vol. 77. N 4. P. 2113—2118.

Mclaughlin D. J. On *Palaeoesclerotium* as a link between *Ascomycetes* and *Basidiomycetes* // Science. 1976. Vol. 193. P. 602.

Osborn J. M., Taylor T. N., White J. F. Palaeofibulus gen. nov., a clamp-bearing fungus from the Triassic of Antarctica // Mycologia. 1989. Vol. 81. N 4. P. 622—626.

Perkins R. D., Halsey S. D. Geological significance of microboring fungi and algae in Carolina shelf sediments // J. Sedimentol. 1971. Vol. 41. P. 843—853.

Peterson K. J., Waggoner B., Hagadorn J. W. A fungal analog for Newfoundland Ediacaran fossils? // Integrat. Compar. Biol. 2003. Vol. 43. N 1. P. 127—136.

Philippe H., Adoutte A. The molecular phylogeny of *Eukaryota*: solid facts and uncertainties // Evolutionary Relationships Among Protozoa. Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ., 1998. P. 25—56.

Phipps C. J., Taylor T. N. Mixed arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica // Mycologia. 1996. Vol. 88. N 5. P. 707—714.

Pirozynski K. A. Fossil fungi // Ann. Rev. Phytopathol. 1976. Vol. 14. P. 237—246.

Pirozynski K. A., Dalpé Y. Geological history of the *Glomaceae* with particular reference to mycorrhizal symbiosis // Symbiosis. 1989. Vol. 7. P. 1—36.

Pirozynski K. A., Malloch D. W. The origin of land plants: a matter of mycotrophism // BioSystems. 1975. Vol. 6. N 3. P. 153—164.

Pirozynski K. A., Weresub K. A. A biogeographic view of the history of *Ascomycetes* and the development of their pleomorphism // The Whole Fungus. Ottawa: 1979. P. 93—129.

Poinar G. O., Brown A. E. A non-gilled hymenomycete in Cretaceous amber // Mycol. Res. 2003. Vol. 107. N 6. P. 763—768.

Poinar G. O., Singer R. Upper Eocene gilled mushroom from the Dominican Republic // Science. 1990. Vol. 248. N 4959. P. 1099—1101.

Pratt L. M., Phillips T. L., Dennison J. M. Evidence of non-vascular land plants from the early Silurian (Llandoverian) of Virginia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1978. Vol. 25. P. 121—149.

Redecker D. Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi // Plant and Soil. 2002. Vol. 244. N 1—2. P. 67—73.

Redecker D., Kodner R., Graham L. E. Palaeoglomus grayi from the Ordovician // Mycotaxon. 2002. Vol. 84. Oct.—Dec. P. 33—37.

Remy W., Taylor T. N., Hass H., Kerp H. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. N 25. P. 11 841—11 843.

Retallack G. J. Were the Ediacaran fossil lichen? // Paleobiology. 1994. Vol. 20. N 4. P. 523—544.

Rikkinen J. Calicioid lichens from European Tertiary amber // Mycologia. 2003. Vol. 95. N 6. P. 1032—1036.

Rikkinen J., Poinar G. O. A new species of resinicolous *Chaenothecopsis* (*Mycocaliciaceae*, *Ascomycota*) from 20 million year old Bitterfeld amber, with remarks on the biology of resinicolous fungi // Mycol. Res. 2000. Vol. 104. Pt 1. P. 7—15.

Rikkinen J., Poinar G. O. Fossilised fungal mycelium from Tertiary Dominican amber // Mycol. Res. 2001. Vol. 105. N 7. P. 890—896.

Rikkinen J., Poinar G. O. Fossilised *Anzia* (*Lecanorales*, lichen-forming *Ascomycota*) from European Tertiary amber // Mycol. Res. 2002. Vol. 106. Pt 8. P. 984—990.

Robinson J. M. Lignin, land plants, and fungi: biological evolution affecting Phanerozoic oxygen balance // Geology. 1990. Vol. 15. P. 607—610.

Rothwell G. W. Palaeosclerotium pussilum gen. et sp. nov., a fossil eumycete from the Pennsylvanian of Illinois // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. N 11. P. 2353—2356.

Sanderson M. J. Molecular data from 27 proteins do not support a Precambrian origin of land plants // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. N 6. P. 954—976.

Savile D. B. O. A phylogeny of the *Basidiomycetes* // Can. J. Bot. 1955. Vol. 33. N 1. P. 60—104.

Schaarschmidt F. Die Keuperflora von Neuewelt bei Basel. V. Ein Ascomycete in *Pterophyllum* // Schweiz. Palaontol. 1966. Bd 84. S. 65—79.

Schmid R. Septal pores in *Prototaxites*, an enigmatic Devonian plant // Science. 1976. Vol. 191. N 4224. P. 287—288.

Schopf J. W. Microfossils of the early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life // Science. 1993. Vol. 260. N 5180. P. 640—646.

Scott A. C., *Taylor T. N.* Plant/Animal interactions during the Upper Carboniferous // Bot. Rev. 1983. Vol. 49. P. 259—307.

Selosse M.-A. Prototaxites: a 400 myr old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen? // Mycol. Res. 2002. Vol. 106. Pt 6. P. 642—644.

Selosse M.-A., *Le Tacon F.* The land flora: a phototroph-fungus partnership? // Trends in Ecol. Evol. 1998. Vol. 13. N 1. P. 15—20.

Sharma B. D., *Bohra D. R.*, *Harsh R.* Vesicular arbuscular mycorrhizae association in lower Devonian plants of the Rhynie chert // Phytomorphology. 1993. Vol. 43. N 2. P. 105—110.

Sherwood-Pike M. A., *Gray J.* Silurian fungal remains: probable records of the class *Ascomycetes* // Lethaia. 1985. Vol. 18. N 1. P. 1—20.

Sherwood-Pike M. A. Pelicothallos Dilcher, an overlooked fossil lichen // Lichenologist. 1985. Vol. 17, pt. 1. P. 114—115.

Sherwood-Pike M. A. Freshwater fungi: fossil records and palaeoecological potential // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1988. Vol. 62. P. 271—285.

Smith S. Y., *Currah R. S.*, *Stockey R. A.* Cretaceous and Eocene period hymenophores from Vancouver Island, British Columbia // Mycologia. 2004. Vol. 96. N 1. P. 180—186.

Simon L. Phylogeny of the *Glomales* — deciphering the past to understand the present // New Phytologist. 1993. Vol. 133. N 1. P. 95—101.

Singer R. An interpretation on *Palaeosclerotium* // Mycologia. 1977. Vol. 67. N 4. P. 850—854.

Singer R., *Archangelsky S.* A petrified basidiomycete from Patagonia // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45. N 3. P. 194—198.

Stein W. E., *Harmon G. D.*, *Hueber F. M. Spongiophyton* from the Lower Devonian of North America reinterpreted as a lichen // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 93.

Sterflinger K. Fungi as geologic agents [Review] // Geomicrobiol. J. 2000. Vol. 17. N 2. P. 97—124.

Stubblefield S. P., *Taylor T. N.* Wood decay in silicified gymnosperms from Antarctica // Bot. Gaz. 1986. Vol. 147. P. 116—125.

Stubblefield S. P., *Taylor T. N.* Recent advances in palaeomycology // New Phytologist. 1988. Vol. 108. P. 3—25.

Stubblefield S. P., *Taylor T. N.*, *Beck C. B.* Studies of Paleozoic fungi. V. Wood-decaying fungi in *Callixylon newberryi* from the Upper Devonian // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 11. P. 1765—1774.

Stubblefield S. P., *Taylor T. N.*. *Trappe J. M.* Vesicular-arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 12. P. 1904—1911.

Sun G., *Dilcher D. L.*, *Zheng S.*, *Zhou Z.* In Search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaefructus* from Norhteast China // Science. 1998. Vol. 282. N 5394. P. 1653—1654.

Taylor T. N. The origin of land plants: some answers, more questions // Taxon. 1988. Vol. 37. N 4. P. 805—833.

Taylor T. N. Fungal associations in the terrestrial palaeoecosystems // TREE. 1990. Vol. 5. N 1. P. 21—25.

Taylor T. N. Fungi // The Fossil Record. L.: Chapman and Hall. Vol. 2. 1993. P. 9—13.

Taylor T. N., *Hass H.*, *Remy W.*, *Kerp H.* The oldest fossil lichen // Nature. 1995. Vol. 378. N 6554, P. 244.

Taylor T. N., *Hass H.*, *Kerp H.* A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie Chert // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 7. P. 992—1004.

Taylor T. N., *Hass H.*, *Kerp H.* The oldest fossil ascomycetes // Nature. 1999. Vol. 399. N 6737. P. 648.

Taylor T. N., *Klavins S. D.*, *Krings M.*, *Taylor E. L.*, *Kerp H.*, *Hass H.* Fungi from the Rhynie chert: a view from the dark side // Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. 2004. Vol. 94. P. 457—473.

Taylor T. N., *Hass H.*, *Kerp H.*, *Krings M.*, *Hanlin R. T.* Perithecial ascomycetes from the 400 MaBP Rhynie Chert: an example of ancestral polymorphism // Mycologia. 2004. Vol. 96. P. 1427—1443.

Taylor T. N., *Osborn J. M.* The importance of fungi in shaping the palaeoecosystems // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1996. Vol. 90. N 3—4. P. 249—262.

Taylor T. N., *Remy W.*, *Hass H.*, *Kerp H.* Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian // Mycologia. 1995. Vol. 87. N 4. P. 560—573.

Tiffney B. H., *Barghoorn E. S.* The fossil record of the fungi // Occas. Pap. Farlow Herb. Cryptogam. Bot. Harv. Univ. 1974. Vol. 7. P. 1—42.

Trant C. A., *Gensel P. G.* Branching in *Psilophyton*: a new species from the Lower Devonian of New Brunswick, Canada // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 8. P. 1256—1273.

Trivedi B. S., *Verma C. L.* Fungal remains from Tertiary coal bed of Malaya // J. Palynol. 197[illegible]. Vol. 5. P. 68—73.

Trivedi B. S., *Srivastava R. K.* Fungal remains from the Tertiary coal of Malaya // J. Indian Bot. Soc. 1985. Vol. 64. N 2—3. P. 281—282.

Truswell E. M. The fossil record of the fungi in Australia and the Australasian region // Fungi of Australia. Canberra: Australian Biol. Resources Study. 1996. Vol. 1a. P. 321—340.

Watanabe K., Nishida H., Kobayashi T. Cretaceous deuteromycetes on a Cycadeoidalean bisexual cone // Internat. J. Plant Sci. 1999. Vol. 160. N 2. P. 435—443.

Wieland G. R. A silicified shelf fungus from the Lower Cretaceous of Montana // Amer. Mus. Novitates. 1934. Vol. 725. P. 1—13.

Wilkinson D. M. Mycorrhizal evolution // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. N 2. P. 64—65.

Wolf F. A. A rust and an alga in Eocene sediment from western Kentucky // J. Elisha Mitchell Soc. 1969. Vol. 85. P. 57—58.

Wright V. P. The precursor environment for vascular plant colonization // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B. 1985. Vol. 309. P. 143—145.

Wright V. P. The role of fungal biomineralization in the formation of Early Carboniferous soil fabrics // Sedimentology. 1986. Vol. 33. P. 831—838.

SUMMARY

Recent progress in the palaeomycological studies is presented in the review. The span of geologic time from the Devonian upwards is examined from many sources of information in relation to major taxonomic and trophic groups of fungi. Special attention is paid to the following main ecological groups of fungi: parasitic, symbiotrophic and saprotrophic. The fungal-plant root associates known as a mycorrhizal symbiosis appear to have evolved in the Early Devonian. Both the fossil record and molecular sequences data suggest that the *Glomeromycota* and *Ascomycota* are older than it was previously thought. The distribution of fungi in time based on fossil evidence, together with rapidly accumulating molecular data, will provide the continuing impetus to characterize more accurately the phylogeny and ecology of the fungi and plants.

УДК 561.5

© Л. Ю. Буданцев

ЭВОЛЮЦИЯ ПАЛЕОГЕНОВОЙ ФЛОРЫ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

L. Yu. BUDANTSEV. THE EVOLUTION OF THE PALEOGENE FLORA ON THE NORTH-EASTERN ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 25.02.2005

Богатые и разнообразные по таксономическому составу палеогеновые флоры на северо-востоке Азии образуют эволюционный ряд, характеризующийся постепенной модернизацией систематических групп растений за счет вымирания одних и появления других родов и видов. В целом палеогеновая флора в регионе, насчитывающая на Западной Камчатке более 200 видов преимущественно древесных растений, имела умеренно-мезофильный облик. Резкое потепление климата в середине эоцена вызвало к жизни новый термофильный тип флоры с участием пальм, лавровых, миртовых, бобовых и других экзотических для региона групп растений. Начавшееся в начале позднего эоцена похолодание климата, сопровождавшееся активной вулканической деятельностью, вернуло палеофлоре умеренный хвойно-широколиственный тип. Рассмотрены подробности эволюции флоры и природные факторы, влиявшие на ее масштабы и темпы. Наряду с эволюционными изменениями подчеркнута высокая степень преемственности и устойчивости систематического состава флоры вплоть до современной эпохи.

Ключевые слова: северо-восток Азии, Западная Камчатка, палеоген, эволюция флоры, тафофлора, палеоклиматы, палеогеография, вулканическая деятельность.

Эволюция флоры в геологическом прошлом отражает вековые изменения в составе слагающих ее таксонов растений под совокупным воздействием изменений факторов среды обитания, в процессе адаптации растительных организмов к условиям существования. В этом процессе достигаются морфолого-таксономическое разнообразие растений, их роль и место в биоценозах. В конечном итоге эволюция организмов определяется их энергетическим обменом с внешней средой. По образному выражению В. Л. Комарова: «Смысл эволюции — замедление энтропии по отношению к источнику жизни — солнечному лучу» (1945 : 67).

Многолетнее изучение богатых комплексов ископаемых растений эпохи конца мелового периода—начала палеогена на северо-востоке Азии от низовьев р. Лены на западе до Командорских островов на востоке наглядно показало темпы и направления макроэволюции крупнорегиональной палеофлоры за длительный этап ее существования.

Из внешних факторов, вызывающих вековые изменения в систематическом составе растительного мира, доступны для документированного исследования, как правило, палеогеографические, палеоклиматические и обусловленные ими масштабы миграционных потоков расселения растительных организмов и их ценозов. Определенную информацию об адаптациях растительных организмов к воздействию внешних условий несут многие признаки морфолого-анатомических структур вегетативных и генеративных органов ископаемых растений.

Обширный регион на северо-востоке Азии на протяжении позднего мела, палеогена и большей части неогена смыкался с Северной Америкой в области древней Берингии — сухопутного моста для взаимного обмена наземной флоры и фауны. Это обусловливало заметные черты сходства в составе берингийских флор по обе стороны Тихого океана. Последствия древнего флористического обмена сказываются в современную эпоху на хорошо известных примерах дизъюнкции ареалов многих таксонов высших растений в восточных районах Азии и Северной Америки.

Область древней Берингии в геологическом прошлом практически постоянно находилась в зоне теплоумеренного, умеренного и холодноумеренного влажных климатов, определявших основные экологические разности растительных сообществ. В начале палеогена они относились к древнеарктическому типу флоры, сформировавшемуся в высоких широтах циркумполярной Бореальной области в конце позднего мела—раннем палеогене.

Умеренно-мезофильный тип палеофлоры оформился на просторах Ангаро-Берингийской суши с ее горными сооружениями преимущественно субмеридионального простирания по мере продвижения цветковых растений на север из области их возникновения в тропиках Юго-Восточной Азии. Они постепенно адаптировались к условиям умеренного климата средних и высоких широт. Проблеме начальных стадий формирования и расселения умеренной флоры в Бореальной области Голарктиса посвящен капитальный труд А. Л. Тахтаджяна (1970). Некоторые вопросы этой проблемы подробно рассматривались в одной из более ранних работ (Буданцев, 1986), где было, в частности, высказано предположение, что вековые переселения растений подчиняются общим закономерностям распределения энергии в открытой экосистеме, когда разность энергетических потенциалов, определяемая поступлением на Землю солнечного тепла и света, служит постоянным источником движения в системе, стремящейся к повышению уровня энтропии. Такое предположение удовлетворительно объясняет раннее расселение цветковых из тропической области их возникновения («между Фиджи и Гималаями», по А. Л. Тахтаджяну, 1970).

Большое влияние на темпы расселения умеренной флоры оказывали изменения в палеогеографии моря и суши. Так, первоначальными естественными преградами на путях расселения умеренной флоры в Бореальной области служили Полярный бассейн на севере, Западно-Сибирское море и Тургайский пролив на западе и Мексиканско-Бореальный пролив на востоке. Дальнейшее расселение умеренной флоры связано в восточном направлении с осушением Мексиканско-Бореального пролива во второй половине мелового периода, а в западном — Западно-Сибирского моря и Тургайского пролива в палеогене.

К началу палеогена в высоких широтах Бореальной области от Северного Урала до Корякского нагорья и от Аляски до Шпицбергена сформировался устойчивый тип умеренно-мезофильной флоры с господством цветковых растений. Вместе с тем в разных областях своего распространения древнеарктическая флора имела определенные региональные отличия в систематическом составе доминирующих групп таксонов и в специфических особенностях флорогенеза.

На северо-востоке Азии, в западном секторе древней Берингии изучен почти непрерывный во времени эволюционный ряд палеофлор с конца позднего мела и до эоцена включительно (см. рисунок). Среди них наиболее богатыми и таксономически разнообразными являются комплексы ископаемых растений из палеоцено-во-эоценовых отложений в низовьях р. Лены, Корякском нагорье и на западном побережье Камчатки (Буданцев, 1983, 1997; Буданцев, Озеров, 2001; Челебаева, 1991,

<table>
<tr><th colspan="3">Геохронологическая шкала</th><th colspan="3">Тафофлоры</th></tr>
<tr><th>Период</th><th>Отдел</th><th>Подотдел</th><th>Низовья р. Лены</th><th>Корякское нагорье</th><th>Западная Камчатка</th></tr>
<tr><td rowspan="5">Палеоген</td><td rowspan="3">Эоцен</td><td>Верхний</td><td></td><td rowspan="4"></td><td>Иргирнинская</td></tr>
<tr><td>Средний</td><td>Тастахская</td><td>Чемурнаутская</td></tr>
<tr><td>Нижний</td><td rowspan="2">Хараулахская</td><td rowspan="2">Паланская</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Палеоцен</td><td>Верхний</td></tr>
<tr><td>Средний</td><td rowspan="2"></td><td rowspan="2">Рарыткинская</td><td rowspan="2"></td></tr>
<tr><td>Мел</td><td>Маастрихт</td><td>Нижний</td></tr>
</table>

Хроностратиграфическое положение основных тафофлор на северо-востоке Азии.

1997; Головнева, 1994). Только западнокамчатская палеогеновая флора, по изученным мною материалам, насчитывает более 200 видов преимущественно древесных растений из 199 родов и 72 семейств (см. таблицу).

В позднем палеоцене—эоцене в истории западнокамчатской флоры можно выделить три основных этапа развития: паланский, чемурнаутский и иргирнинский (Буданцев, 1984).

Начальная фаза развития палеогеновой флоры в регионе тесно связана с угасанием флоры позднего мезозоя с господством искусственных таксонов во всех систематических группах растений. Так, в горнореченском комплексе раннего—среднего маастрихта в Корякском нагорье из 36 видов 22 (61 %) принадлежат искусственным родам (морфородам). В рарыткинском комплексе позднего маастрихта-дания в эту группу входят из 47 видов 26 (53 %). В последнем заметное участие принимают виды естественных родов: *Equisetum*, *Onoclea*, *Asplenium*, *Ginkgo*, *Pseudolarix*, *Metasequoia*, *Platanus*, *Quercus*, *Corylus*, *Vitis*, *Viburnum* и другие, им принадлежит около 40 % от общего состава флоры (Головнева, 1994). Конец мела—начало палеогена на северо-востоке Азии характеризовался похолоданием климата, обусловившего определенное обеднение флоры и вымирание в разных систематических группах большого числа растений.

Раннее звено палеогеновой флоры на Западной Камчатке — хулгунский комплекс паланской тафофлоры (поздний палеоцен) — выглядит весьма бедным и вклю-

Систематический состав западнокамчатской палеогеновой флоры

Систематические группы растений	Количество таксонов		
	семейства	роды	виды
Водоросли	2	2	2
Мохообразные	1	1	1
Хвощовые	1	1	1
Папоротники	8	9	9
Гинкговые	1	1	1
Хвойные	4	12	13
Цветковые	55	104	183
Всего:	72	119	210

чает немного видов из родов *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Platanus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Populus*, *Aesculus*, *Davidia*, *Acer*; виды искусственных родов единичны. Следует отметить, что почти все «хулгунские» виды, за небольшим исключением, перешли из меловой флоры или имели в ней близких аналогов. Так, *Ginkgo kamtschatica* Budants. близок к, вероятно, сборному виду *G. adiantoides* (Ung.) Heer, в равной степени распространенному по всему северному полушарию в меловых и третичных флорах. Это же можно сказать и о *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney. Платан *Platanus basicordata* Budants. по морфологии крупных листьев проявляет заметное сходство с *P. rarinervis* Golovneva из рарыткинской маастрихт-датской флоры в Корякском нагорье. Еще один вид — *Davidia antiqua* (Newb.) Manchester — хорошо известен в азиатских и американских меловых и палеогеновых флорах как *Viburnum antiquum* Newb. Аналогичное распространение имел также *Aesculus magnifica* (Knowlt.) Iljinskaja. Виды *Acer arcticum* Heer и *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry являются типичными представителями древнеарктической флоры по всей области ее развития. Сообщество *Ginkgo—Metasequoia—Platanus—Trochodendroides* показывает удивительное постоянство в позднемеловых и палеогеновых флорах амфипацифической области древней Берингии. Сказанное убеждает, что на начальных стадиях формирования палеогеновой флоры в регионе доминировали слабо специализированные, с широкой амплитудой адаптаций к внешней среде виды растений.

Наряду с общеклиматическими факторами на обеднении хулгунской флоры сказались усиление геократического режима и постепенное поднятие суши, сопровождавшиеся образованием мощных толщ грубообломочного материала, конгломератов, гравелитов и песчаников. Геологическая неустойчивость биотопов не давала, видимо, возможности длительного спокойного развития растительных сообществ и активизации видообразовательных процессов.

Следующее звено паланской тафофлоры — напанский комплекс (ранний эоцен) — явилось временем быстрого и эффективного обновления и обогащения состава всех групп папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных растений. Количество видов возрастает до 60. При полном сохранении набора хулгунских растений здесь впервые появляются виды родов *Osmunda*, *Magnolia*, *Lindera*, *Cercidiphyllum*, *Hamamelites*, *Betula*, *Cyclocarya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Carya*, *Tilia*, *Averrhoites* и др. Новый элемент флоры занимает более 60 % от ее видового состава. Участие во флоре таких видов, как *Osmunda macrophylla* Penhallow., *Dennstaedtia americana* Knowlt., *Magnolia basicordata* Fotjan. et O. Lavrenko, *Carya atlasovii* O. Lavrenko, *C. grandidentata* Iljinskaja et Budants., *Averrhoites affinis* (Newb.) Hickey, *Nyssa alata* (Ward) R. W. Brown, *Zingiberopsis attenuata* Hickey et Peterson, и ряда других отчетливо свидетельствуют о продолжении широкого флористического обмена между азиатским и североамериканским секторами Берингии.

Более спокойная палеогеографическая обстановка постепенного выравнивания рельефа, образование обширных приморских равнин, накопление мощных толщ песчано-глинистых, существенно угленосных осадков способствовало в конце палеоцена—начале эоцена улучшению условий существования растительных сообществ и ускорению процессов видообразования; количество новых локальных видов в напанском комплексе достигает 32 или 45 % от ее состава.

Хулгунский комплекс ископаемых растений отражает начало, а напанский комплекс — завершение крупной палеофлористической сукцессии, результатом которой в регионе явилось становление нового типа умеренно-мезофильной, хвойно-широколиственной паланской тафофлоры в наиболее зрелом виде представленной на Западной Камчатке. Растительность дифференцировалась на группировки травянистых растений прибрежной полосы водоемов, в которые входили виды ро-

дов *Haemanthophyllum*, *Zingiberopsis*, *Quereuxia*. Ценозы долинных растений включали виды родов *Osmunda*, *Dennstaedtia*, *Taxodium*, *Trochodendroides*, *Hamamelites*, *Alnus*, *Populus*, *Hydrangea*, *Davidia*, *Nyssa*, *Viburnum*, частично уходящие под полог плакорных лесов с доминированием видов родов *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Carya*, *Tilia*, *Aesculus*, и некоторые другие.

На крайнем западе азиатской Берингии паланской флоре соответствует хараулахская тафофлора конца палеоцена—начала эоцена, остатки которой встречены в низовьях р. Лены (Буданцев, Озеров, 2001). В ее составе пока установлено 30 видов из родов *Osmunda*, *Dennstaedtia*, *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Magnolia*, *Trochodendroides*, *Platanus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Alnus*, *Juglans*, *Aesculus*, *Vitis* и др. Почти все они известны или имеют близких аналогов в западнокамчатской палеогеновой флоре, и лишь виды двух новых родов *Paramyrtaciphyllum agapovii* Ozerov и *Syringiophyllum emarginatum* Budants. et Ozerov, представленные многочисленными отпечатками листьев, указывают на некоторые отличия во флорогенезе. К этим отличиям можно отнести факт одновременного участия в хараулахской флоре типичных представителей камчатской флоры как паланского (палеоцен—ранний эоцен), так и иргирнинского (поздний эоцен) типов. К последним относятся *Taxus mainachensis* Cheleb., *Magnolia praekobus* Budants., *Platanus snatolana* Cheleb., *Ulmus compacta* Fotjan., *Alnus protophylloides* Budants. et Golovneva, *Alangium lenaensis* Budants. et Ozerov, *Ampelopsis cercidifolia* Budants. Вероятно, западные варианты умеренной флоры, к которым относится хараулахская флора, находясь как бы в начале пути расселения, модернизировались опережающими темпами и вобрали в себя таксоны, которые на востоке появились позднее. Отсюда и более раннее появление в западном секторе «молодого» для восточного сектора элемента. Более четко особенности хараулахского флорогенеза выражены на следующем, тастахском этапе развития палеофлоры в среднем эоцене, рассмотренном ниже.

Возвращаясь на Камчатку, отметим, что широкая трансгрессия моря в конце раннего эоцена затопила большую часть суши ее западного побережья и сильно сузила область распространения паланской тафофлоры. Морские отложения снатольской свиты содержат местами единичные остатки растений, не позволяющие сложить определенное мнение о составе и экологическом облике снатольской флоры. Со снатольского времени и до конца палеогена в центральных районах Западной Камчатки устанавливается устойчивый талассократический режим и накапливаются в основном толщи морских осадков.

На севере Западной Камчатки (побережье Пенжинского залива) раннеэоценовое «геткилнинское» море отступило на юг, дав возможность развитию лесной растительности на осушенных равнинах. Изменения в палеогеографии суши и моря в среднем эоцене совпали с наступлением короткой, но яркой эпохи так называемого палеогенового климатического оптимума. По нашим расчетам палеоклиматических параметров для этой эпохи, выполненным по методу CLAMP (Climate-Leaf Analysis Multivariate Program), среднегодовая температура достигала +15.8 °С, температура самого холодного месяца — +10.9 °С, продолжительность вегетационного периода 8.8 мес. (Буданцев, 1999). Такие показатели вполне соответствуют теплоумеренному и отчасти субтропическому климату. По крайней мере здесь было теплее, чем теперь в Сочи, Батуми и Ленкорани, но немного прохладнее, чем в Лос-Анджелесе и Мехико.

Волна потепления вызвала мощный поток мигрантов из соседних районов и способствовала глубоким преобразованиям в местной флоре. Произошла новая напанско-чемурнаутская палеофлористическая сукцессия, в результате которой чемурнаутская тафофлора — новое звено камчатской палеофлоры — приобрела

термофильный характер, но не прервала тесные связи с флорой предыдущего этапа.

Так как местная флора с конца позднего мела имела умеренно-мезофильный облик и теплолюбивые растения играли в ней незначительную роль, то эта флора, очевидно, не могла служить источником автохтонного развития здесь термофильного элемента. На юге региона, в области современного Приморья и Сахалина, флоры конца мела—начала палеогена также относились к умеренному типу. Поэтому ближайшим поставщиком термофилов на северо-востоке Азии могли служить североамериканские флоры, крайне северный вариант которых на Аляске породил в конце среднего—позднего эоцена своеобразный равенианский тип паратропической флоры (Wolfe, 1977).

По моим исследованиям, чемурнаутская тафофлора на Западной Камчатке в целом (камчатский и ткаправаямский комплексы ископаемых растений) насчитывает более 120 видов из 90 родов и 65 семейств высших, преимущественно древесно-кустарниковых растений.

В чемурнаутской тафофлоре, обильные остатки которой сохранились в местонахождениях на морском берегу в бухте Чемурнаут, на мысах Ребро и Кинги возросло таксономическое разнообразие растений. Заметно увеличилась роль папоротников за счет видов из родов *Lygodium*, *Asplenium*, *Onoclea*, *Woodwardia*, *Salvinia*, но состав хвойных практически не изменился: к бесчисленным остаткам облиственных побегов и стробилов *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* добавились единичные треххвойные брахибласты *Pinus*. Впервые получили широкое распространение бобовые в составе 7—8 родов древовидных форм, представленные обильными остатками листьев и плодов. Свое место во флоре впервые для региона заняли представители семейств *Styracaceae*, *Sapotaceae*, *Sterculiaceae*, *Malvaceae*, *Euphorbiaceae*, *Melastomataceae*, *Myrtaceae*, *Meliaceae*, *Burseraceae*, *Sapindaceae*, *Araceae* и некоторые другие. «Экзотическому элементу» принадлежит здесь более 30 видов. Доля древесных цветковых растений с цельнокрайными листьями достигла 40 % против 16 % в паланской тафофлоре.

Несмотря на большие изменения в составе и экологическом облике, в чемурнаутской флоре сохранилось большинство видов предшествовавшей паланской флоры. «Паланский» элемент в чемурнаутской флоре представлен 30 видами из родов *Osmunda*, *Dennstaedtia*, *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Trochodendroides*, *Hamamelites*, *Platanus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Juglans*, *Carya*, *Acer*, *Aesculus*, *Averrhoites*, *Davidia*, *Cornophyllum*, *Haemanthophyllum* и некоторые другие. Собственно чемурнаутский элемент включает здесь 86 видов из родов *Lygodium*, *Asplenium*, *Woodwardia*, *Magnolia*, *Illicium*, *Ocotea*, *Sassafras*, *Cinnamomophyllum*, *Liquidambar*, *Macginitia*, *Cyclocarya*, *Platicarya*, *Coccoloba*, *Camellia*, *Ternstroemites*, *Styrax*, *Kydia*, *Hibiscus*, *Dalechampia*, *Leguminocarpon*, *Leguminosites*, *Myrtophyllum*, *Cedrela*, *Sapindus*, *Beringiophyllum*, *Celastrus*, *Hovenia*, *Weigela*, *Fraxinus*, *Dicotylophyllum* (14 видов), и некоторые другие. Среди них определенными выходцами из Северной Америки являются *Lygodium coloradense* Knowlt., *Osmunda macrophylla* Penhallow, *Onoclea hesperia* R. W. Brown, *Salvinia praeauriculata* Berry, *Macginitia latiloba* Budants., *Fagopsis undulata* (Knowlt.) J. Wolfe et Wehr, *Cyclocarya microdentata* Budants., *Platycarya pacifica* Cheleb., *Coccoloba microphylla* Budants., *Paraternstroemia hyponervosa* Hickey, *Ternstroemites aureavallis* Hickey, *Kalmia elliptica* R. W. Brown, *Domdeya novi-mundi* Hickey, *Dalechampia gracilis* Budants., *Acrovena laevis* Hickey, *Canariophyllum ampla* Hickey, *Tsukada davidiifolia* J. Wolfe et Wehr, *Nyssa alata* (Ward) R. W. Brown, *Asclepiadites laterita* Macginitie, и некоторые другие. К ним смело можно отнести также пальму *Sabal voronkovii* Budants., большинство видов бобо-

вых и почти все виды искусственного рода *Dicotylophyllum*, как не имеющие филогенетических корней в палеофлоре на северо-востоке Азии.

На западе рассматриваемого региона, в заполярных районах современной Якутии, развитие палеогеновой флоры напоминает камчатский вариант. Упомянутую выше палеоценово-раннеэоценовую хараулахскую тафофлору также сменяет термофильная тастахская тафофлора среднего, возможно частично позднего эоцена. По данным А. Н. Криштофовича (1958) и моим предварительным определениям новой обширной коллекции тастахских растений, собранной С. А. Лаухиным (Буданцев, 1983), в составе флоры господствуют в основном крупно- и гигантолистные формы древесных растений из родов *Menispermites*, *Cocculus*, *Trochodendroides*, *Grewiopsis*, *Sterculia*, *Dombeyopsis*, *Alangium*, *Cissus*, *Cissites* и др. Среди них более 40 % видов оказались новыми. Тастахская флора по макроостаткам растений намного уступает в разнообразии западнокамчатской чемурнаутской флоре. Но этот недостаток отчасти компенсируется богатыми спорово-пыльцевыми комплексами из флороносных слоев. По данным И. А. Кульковой (1971), здесь встречена пыльца пальм представителей семейств *Juglandaceae*, *Moraceae*, *Myrtaceae*, *Loranthaceae*, *Anacardiaceae*, *Araliaceae* и др. Анализ пыльцевого спектра привел И. А. Кулькову к выводу о теплоумеренном или субтропическом облике тастахской флоры.

На северо-западе США близкая по возрасту флора известна из отложений многочленной серии форт Юнион, развитых вдоль Скалистых гор и на Великих равнинах. Флора эта, расположенная на 12—15° южнее камчатской, изучалась многими американскими палеоботаниками, в том числе R. W. Brown (1962) и L. J. Hickey (1977). По данным R. W. Brown, флора насчитывает более 130 видов папоротникообразных, голосеменных и цветковых растений. Как и в чемурнаутской флоре, здесь также разнообразны папоротники из родов *Lygodium*, *Osmunda*, *Allantodiopsis*, *Dennstaedtia*, *Dryopteris*, *Lastrea*, *Onoclea*, *Woodwardia* и др. Хвойные представлены теми же видами *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* и новыми из родов *Araucaria*, *Amentotaxus*, *Thuja*. В термофильный элемент флоры входят 2 вида *Zamia* (*Cycadaceae*), 4 вида пальм из родов *Sabal* и *Trinax*, виды родов *Cinnamomum*, *Laurus*, *Lindera*, *Persea*, *Asimina*, *Artocarpus*, *Ficus* (7 видов), *Bauhinia*, *Ilex*, *Dombeyopsis*, *Myrtophyllum*, *Apocynophyllum* и др. Общими с камчатскими являются более 40 родов, которым принадлежит около 70 видов. На видовом уровне сходство флор проявляется слабее — всего 20 общих видов.

Аналогичную картину показывает сравнение камчатской чемурнаутской флоры с флорой формации Golden Valley верхнего отдела серии форт Юнион на западе Северной Дакоты (Hickey, 1977). Здесь 2 комплекса ископаемых растений позднего палеоцена и раннего эоцена слабо различаются между собой, позволяя рассматривать их вместе. Среди папоротников и хвойных те же виды родов *Lygodium*, *Osmunda*, *Onoclea*, *Woodwardia*, *Salvinia*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*. Из 34 видов цветковых растений 11 встречены в камчатской флоре. Среди них в основном экзотические для Северной Азии виды: *Paraternstroemia hyponervosa* Hickey, *Ternstroemites auaeavallis* Hickey (*Theaceae*), *Dombeya novi-mundi* Hickey (*Sterculiaceae*), *Acrovena laevis* Hickey (*Melastomaceae*), *Averrhoites affinis* (Newb.) Hickey (*Averrhoaceae*). *Zingiberopsis attenuata* Hickey et Peterson (*Zingiberaceae*).

Вековые изменения климата в палеогене на северо-западе Северной Америки имели фактически такую же тенденцию, как и на северо-востоке Азии, хотя там переходы между типами климата были менее резкими. Это связано с известной асимметрией природно-климатических зон на американском континенте по сравнению с азиатским, которая наблюдается и в современную эпоху. По данным Hic-

key (1977), от палеоцена к эоцену среднегодовая температура возросла с +15 до +18.3 °С, температура наиболее холодного месяца с +6.1 до +13.3 °С, при незначительных изменениях в продолжительности вегетационного периода (в среднем 10 мес). Неудивительно поэтому, что эоценовая флора даже на Аляске еще принадлежала паратропическому типу.

На северо-западе Азии эпоха климатического оптимума была лишь сравнительно коротким эпизодом в истории региона, ибо уже в начале позднего эоцена она закончилась восстановлением умеренно теплого климата. На Западной Камчатке в это время среднегодовая температура понизилась в среднем до +8—9 °С, а температура наиболее холодного месяца подошла к нулевой отметке и могла достигать –1.6 °С. Продолжительность вегетационного периода сократилась до 5—5.7 мес (Буданцев, 1999).

Сравнительно быстрый переход от субтропического к теплоумеренному климату на Камчатке в значительной степени был связан с наступлением в начале позднего эоцена продолжительной эпохи активной вулканической деятельности. Мощные эффузивные и эксплозивные извержения вулканов выбрасывали в атмосферу гигантские массы пепла, образовывали на поверхности обширные лавовые потоки и поля. По данным камчатских вулканологов И. В. Мелекесцева с соавт. (1997), наиболее разрушительными действиями обладают пирокластические зоны — раскаленные потоки газонасыщенного материала, движущиеся с большой скоростью и распространяющиеся на сотни квадратных километров. Они убивают все живое, разрушают растительный покров и надолго опустынивают затронутую ими местность, оказывают долговременное воздействие на климат. Так, извержение современного вулкана Ксудач на юге Камчатки около 2 тыс. лет назад сопровождалось экологической катастрофой, в результате которой все живое было уничтожено на площади 500 км^2, а растительность серьезно повреждена на 12 000 км^2. Немаловажную роль играли притенение и ослабление инсоляции, если учесть, что только один упомянутый вулкан Ксудач выбросил в атмосферу более 15 км^3 пепловых материалов, выпадавших несколько месяцев над всей территорией Восточной и Южной Камчатки и достигших материка за 1000 км от вулкана.

Вслед за похолоданием климата на северо-востоке Азии происходит очередная палеофлористическая сукцессия, наиболее существенным следствием которой является почти полное вымирание в позднеэоценовой флоре термофильных растений. Произошли крупные изменения и в соотношении во флоре разных систематических групп растений. Развитие палеогеновой флоры вступило в заключительный, иргирнинский, этап своей истории, документированный обильными остатками ископаемых растений.

На Западной Камчатке иргирнинская тафофлора включает 3 основных комплекса ископаемых растений, связанных с их приуроченностью к отложениям разных стратиграфических уровней позднеэоценового разреза: кинкильский (свита Кинкильского мыса), ковачинский (ковачинская свита) и собственно иргирнинский (иргирнинская свита).

Иргирнинская тафофлора в целом, по моим данным, представлена 60 видами из 57 родов, относящихся к 35 семействам высших, преимущественно древесных растений (Буданцев, 1997). Преемственность в ее развитии с предшествовавшими флорами обеспечивают общие или близкие виды из родов *Equisetum*, *Osmunda*, *Osmundastrum*; *Dennstaedtia*, *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Trochodendroides*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Myrica*, *Juglans*, *Populus*, *Acer*, *Nyssa*, и некоторые другие, всего 37 (60 %) видов.

От большой группы чемурнаутских темофлильных растений в иргирнинской флоре остались редкие представители родов *Broussonetia*, *Ternstroemites*, *Rhododendron*, *Diospyros*, *Firmiana*, *Euphorbiophyllum*, *Koelreuteria*, *Nyssa*, *Ampelopsis*, которым принадлежит немногим более 10 % от общего видового состава флоры.

Резкие изменения произошли в группе хвойных: к вездесущим видам родов *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* присоединились хорошо представленные виды родов *Abies*, *Picea*, *Torreya*, *Sequoia*, *Cunninghamia*, *Cryptomeria*, *Sciadopitys*. Хвойные заняли во флоре устойчивое второе место после цветковых растений.

В эпоху активного вулканизма (кинкильский век) при быстрой смене биотопов преобладали два основных типа растительных группировок: мелколистные олиго- или монодоминантные, вероятно, пионерные, и крупно- и гигантофильные древесно-кустарниковые ассоциации, приспособленные к длительному притенению. Действительно, в некоторых местонахождениях кинкильских растений в бассейнах рек Быстрой, Белоголовой (Усть-Хайрюзовский р-н) преобладают остатки листьев мирики (*Myrica beringiana* Budants.) — кустарника с мелкими узкими листьями, а в туфогенных песчаниках в устье р. Пылгаваям (Паланский р-н) большинство растений обладали крупными и очень крупными листьями, достигавшими 40—60 см в длину (*Macginitia grandifolia* Budants., *Pylgavayamia corylifolia* Budants. и некоторые другие), а также крупнолистными морфотипами *Magnolia praekobus* Budants., *Cercidiphyllum kamtchaticum* Budants., *Betula acutidentata* var. *megaphylla* Budants., *Tsukada tiliifolia* Budants., *Acer kikilense* Budants. и др.

На морских побережьях в ковачинский век еще удерживались некоторые термофильные растения, упомянутые выше, на фоне хвойных и широколиственных мезофильных деревьев из родов *Pinus*, *Metaseqouia*, *Taxodium*, *Fagus*, *Juglans*.

В посткинкильских нормальноосадочных, существенно угленосных слоях иргирнинской свиты в бухте Подкагерная и устье р. Иргирниваям (Паланский р-н) во флоре преобладают прибрежноболотные и лесные группировки хвойно-широколиственных растений — видов из родов *Osmundastrum*, *Ginkgo*, *Pinus*, *Metasequoia*, *Nelumbo*, *Cercidiphyllum*, *Platanus*, *Liquidambar*, *Ulmus*, *Broussonetia*, *Fagus*, *Castanea*, *Alnus*, *Juglans*, *Nyssa*, *Alangium*, *Musophyllum* (Буданцев, 1997).

Иргирнинский этап завершает документированную историю западнокамчатской палеогеновой флоры. Далее наступает перерыв, падающий на олигоцен и часть раннего миоцена, когда во многих районах продолжают накапливаться морские отложения с богатыми комплексами морской фауны и крайне редкими остатками растений.

С конца олигоцена палеофлора на Камчатке приобретает уже «неогеновый» облик, а последний всплеск ее богатства и разнообразия наблюдается в среднем миоцене при полном господстве дериватов древнеарктической флоры из родов *Cercidiphyllum*, *Ulmus*, *Quercus*, *Fagus*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Populus*, *Tilia* и др. Это еще раз подчеркивает высокую степень преемственности и устойчивости основного состава третичной флоры на северо-востоке Азии как эволюционную особенность ее развития, сохранившейся в более южных разностях умеренной флоры вплоть до современной эпохи.

Благодарности

Работа выполнена по программе РАН N-25 «Происхождение и эволюция биосферы», подпрограмма 2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 155 с.

Буданцев Л. Ю. Фитостратиграфия континентального палеогена Западной Камчатки. Материалы по стратиграфии и палеогеографии Восточной Азии. Владивосток, 1984. С. 53—58.

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. Л., 1986. 60 с.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 1997. Вып. 19. 115 с.

Буданцев Л. Ю. Реконструкция кайнозойских климатов на востоке Северной Азии по палеоботаническим данным // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 36—45.

Буданцев Л. Ю. Остатки ископаемых растений с острова Беринга (Командорские острова) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 93—100.

Буданцев Л. Ю., Озеров И. А. К истории формирования и развития флоры на северо-востоке Азии в палеогене // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 15—23.

Головнева Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Тр. БИН РАН. 1994. Вып. 13. 146 с.

Комаров В. Л. Избранные сочинения. Т. 1. М.; Л., 1945. 669 с.

Криштофович А. Н. Ископаемая флора Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1958. № 3. С. 74—120.

Кулькова И. А. Эоценовая флора Яно-Индигирской низменности и сопоставление ее с одновозрастными флорами других территорий северного полушария / Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. М., 1971. С. 7—22.

Мелекесцев И. В., Брайцева О. А., Пономарева В. В., Сулержицкий Л. Д. Крупнейшие эксплозивные извержения на Камчатке за последние 10 тысяч лет // Вестн. РФФИ. 1997. № 1 (7). С. 21—29.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 147 с.

Челебаева А. И. Палеонтологические описания. Описание растений / Эоцен Западной Камчатки // Тр. ГИН АН СССР. 1991. Вып. 467. С. 76—119.

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки // Тр. ГИН РАН. 1997. Вып. 488: Нижний палеоген Западной Камчатки. С. 83—102.

Brown R. W. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains // U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 375. 1962. 119 p.

Hickey L. J. Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley formation (Early Tertiary) of Western North Dakota // Geol. Soc. of America, Inc., 1977. Mem. 150. 181 p.

Wolfe J. A. Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 997. 1977. 108 p.

SUMMARY

A rich and diverse flora (more than 200 species of principally woody plants from many dozens of genera) was formed during the Paleogene in north-eastern Asia from lower courses of the Lena River to the Koryak Upland and Kamchatka. The history of the flora is subdivided to 3 main stages: Palanian (upper Paleocene), Tschemurnautian (middle Eocene) and Irgiminian (upper Eocene). On the boundaries between them the paleofloral successions took place. As a result, the flora experienced notable changes in the composition and interrelation of systematic plant groups. The flora evolution was determined by secular paleogeographic changes of land and sea, paleoclimate and by consequences of intensive volcanic activity. The floral assemblages entered the Asian sector of the Beringian paleofloral province and exhibited morphological and taxonomic affinity with the floras of North American sector of this province. At the Palanian stage, the flora belonged to paleoarctic temperate mesophilic type retained from the Late Cretaceous flora of the region. The Tschemurnautian stage was characterized by climate warming and introduction of a great number of thermophilic plants migrated from adjacent areas of North America into the flora. At the Irgiminian stage, the flora acquired temperate-mesophilic features again, with the predominance of conifers and broad-leaved flowering plants as a result of climate cooling and intensive volcanic activity. This was the final stage of the development of Paleogene regional flora, followed by a long developmental period of Neogene flora with its own history.

УДК 581.9

© С. С. Холод, М. П. Журбенко

ЛИШАЙНИКИ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ: АКТИВНОСТЬ И ЭКОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ

S. S. KHOLOD, M. P. ZHURBENKO. THE LICHENS OF WRANGEL ISLAND: ACTIVITY AND HABITAT DISTRIBUTION OF THE SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: skholod@SH10147.spb.edu; zhurb@MZ3838.spb.edu
Поступила 26.08.2003
Окончательный вариант получен 11.01.2005

Проведен анализ активности и распределения лишайников о-ва Врангеля по основным типам экотопов. Для лихенофлоры одного типа, соответствующего определенной растительной ассоциации, предложено понятие «лихеноценотип». К категории особо активных относится 5 видов, высокоактивных — 10, среднеактивных — 42, малоактивных — 89, неактивных — 57 видов. На основе попарного сравнения лихеноценотипов, осуществленного с применением коэффициента Съеренсена-Чекановского, построена дендрограмма сходства. На уровне связи 0.56 выявлено 11 групп лихеноценотипов, из которых 9 послужили основой для выявления экологических групп видов. Анализ видового разнообразия лишайников показал, что основными факторами абиотической среды, лимитирующими высокий уровень разнообразия, являются: подвижность и степень дисперсности субстрата, конкуренция со стороны мхов, высокая степень увлажнения и поемный режим местообитания. По соотношению параметров широты экологической амплитуды, постоянства и обилия видов категории активности подразделены на 3 варианта. Анализ соотношения двух из них — «а» и «б», образованных видами, в наибольшей степени «преуспевших» в освоении ландшафтов острова, показал преобладание видов с относительно узкой экологической амплитудой — гемистенотопных, при крайне малом количестве эвритопных. Такое соотношение видов определяется резкой экотопической дифференциацией территории острова, соответствующей ей экологической специализацией видов и в то же время расширением экологической амплитуды видов (процесс, протекавший в теплые фазы голоцена) только в пределах экологически близких типов местообитаний.

Ключевые слова: лихеноценотип, группа лихеноценотипов, активность вида, тип экотопа, экологическая группа видов, видовое разнообразие, о-в Врангеля.

Анализ активности и распределения видов по экотопам мы рассматриваем как часть эколого-ценотического анализа, призванного выявить роль того или иного вида в сложении растительных сообществ. На основе этого анализа выясняется роль видов в ландшафте в целом и общий характер (стратегия) освоения ими экотопов, при этом оценивается широта экологической амплитуды вида. Анализ распределения по экотопам позволяет установить экологический оптимум вида, т. е. предпочтение им тех или иных местообитаний. В результате него нами выявлены экологические группы видов, которые в дальнейшем будут использованы для установления важнейшего элемента тундрового растительного покрова — лихеносинузий.

Основой для проведения анализа активности видов и их экотопического распределения является лихенофлора той или иной территории. Лихенофлора о-ва Вран-

геля была предметом специального изучения, в результате которого было выявлено 309 таксонов (Добрыш, 1995, 2000). На основе наших сборов было определено еще 25 новых для острова видов, из них 3 — новые для Российской Арктики. С учетом этих находок на настоящий момент лихенофлора острова составляет 334 таксона.

Публикаций, посвященных экотопическому распределению лишайников на арктических и горных территориях, пока немного; из числа наиболее интересных последних исследований в этой области можно отметить работы E. John и M. R. T. Dale (1990), M. D. Walker (1989), A. M. Fryday (2001).

Первая попытка дать эколого-ценотический анализ лихенофлоры о-ва Врангеля была сделана в диссертации А. А. Добрыша. На основании дисперсионного анализа им выделено 5 групп лишайников по отношению к условиям увлажнения. Кроме того, автор описывает высотное распределение лишайников в бассейне р. Сомнительной (Добрыш, 1992).

Материал и методика

На основе обработки сборов, сделанных к 360 геоботаническим описаниям, составлен список лишайников, выявлен набор экотопов, на которых они встречены и рассчитаны значения постоянства и обилия (покрытия) для каждого вида. Все лишайники к описаниям собирались на пробных площадках размером от 3 × 3 до 5 × 5 м. Всего в списке насчитывается 203 таксона (виды, подвиды, разновидности), среди которых 25 новых для острова. С учетом ранее опубликованного списка лихенофлоры острова (Добрыш, 2000) и выявленных новых видов наш список включает 61 % всей лихенофлоры о-ва Врангеля.

Для рассмотрения особенностей дифференциации лишайников по экотопам нами введено понятие «лихеноценотип». Эта категория характеризует набор (видовой состав) лишайников определенного типа растительных сообществ. Выделение типов сообществ (ассоциаций) на основе учета сосудистых растений, мхов и лишайников представляет собой самостоятельную задачу и проводится нами в рамках работ по изучению растительного покрова о-ва Врангеля. В данной же работе для целей изучения экотопического распределения лишайников мы принимаем во внимание только один блок («срез») сообществ, представленный исключительно лишайниками. Общий видовой состав такой типологической категории, как ассоциация, может быть сопоставлен с ценофлорой в понимании В. П. Седельникова (1988), а лишайниковый «блок» ассоциации — с соответствующей частью такой ценофлоры. Х. Х. Трасс (1970) предлагает выделять категорию «ценологический компонент (группа) флоры» или «ценант», объем которой, по-видимому (этот автор не дает точного определения объема понятия), близок нашей категории «лихеноценотип». В работе мы принимаем, что каждому типу сообщества соответствует определенный тип местообитания — экотоп. Исходя из этого, можно считать, что понятие «лихеноценотип» характеризует видовой состав лишайников, присущий как одному типу сообществ, так и соответствующему ему типу экотопов.

Нами проанализировано поведение видов на 21 типе экотопов, которые в целом отражают ландшафтную структуру достаточно крупной арктической территории (площадь острова 7900 км^2). Характеристика экотопов проводится на основе анализа 4 факторов абиотической среды, в наибольшей степени влияющих на состав лишайникового компонента растительных сообществ: 1) литологические особенности субстрата (степень выветрелости исходной коренной породы), 2) увлаж-

нение поверхности грунта (степень насыщенности водой верхнего горизонта в летний период), 3) геохимические особенности субстрата (учитывалось только отношение к фактору карбонатности), 4) степень заснеженности экотопа.[1] Характеристика экотопов и соответствующих им растительных сообществ дана в табл. 1. Названия лишайников приводятся по: Andreev и др., 1996, с уточнениями по работе: Esslinger, 1997; сосудистых растений — по: Юрцев, Петровский, 1994; мохообразных — по: Афонина, 1994, а также: Afonina, Czernyadjeva, 1995.

При определении активности вида нами принимались во внимание 3 параметра: количество освоенных видом типов экотопов (широта экологической амплитуды), постоянство, обилие (покрытие) вида. Первый из этих показателей рассчитывался путем разбивки всей совокупности экотопов (21 тип) на 4 градации в соответствии с количеством освоенных видом типов экотопов: эвритопные (16—21), гемиэвритопные (11—15), гемистенотопные (2—10), стенотопные (1). Несколько асимметричная шкала определяется нашим представлением о стенотопах как видах, существующих исключительно в узкой экологической амплитуде: этому условию отвечает присутствие вида только в одном типе экотопов. Постоянство (отношение количества описаний, где вид встречен, к общему количеству описаний данного лихеноценотипа) рассчитывалось по 6-балльной шкале (%): «+» — 1—10, I — 11—20, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100. Интервал «+», по существу принадлежащий классу I, выделен нами специально, поскольку отражает крайне низкую степень присутствия вида, что весьма характерно для экотопического распределения лишайников на о-ве Врангеля. Значения постоянства рассчитывались как для каждого лихеноценотипа, так и для всей их совокупности. При определении активности вида принимался во внимание только второй показатель; классы постоянства сгруппированы в 3 группы: постоянные (классы V и IV), спорадические (классы III и II), единичные (классы I и «+»). Третий параметр, входящий в комплексную характеристику активности вида, — его обилие (в данной работе идентифицируемое по проективному покрытию). Нами принята следующая шкала покрытия вида (%): «+» — <1, 1 — 1—5, 2 — 6—12, 3 — 13—25; 4 — 26—50, 5 — 51—75, 6 — 76—100.

На основе этой шкалы выделено 3 градации обилия видов: высокообильные, среднеобильные, малообильные. К высокообильным отнесены виды, имеющие покрытие «2» и более, к среднеобильным — с покрытием «1» и к малообильным — с покрытием «+». Отметим, что принятие и здесь асимметричной шкалы объясняется тем, что основная масса лишайников на о-ве Врангеля (как, впрочем, и на большей части территории тундровой зоны) имеет покрытие не более 10 %. Поэтому нам представляется важным разделить диапазон 1—25 % на 3 части, среди которых особое значение имеют градации «1» и «2». При отнесении вида к определенной категории активности принимались во внимание не только формальный показатель освоенности того или иного спектра типов экотопов, постоянства и обилия вида, но и сгруппированность освоенных видом типов экотопов в 1 (например, в группу карбонатных экотопов) или 2 экологически близкие группы (например, щебнисто-суглинистых и суглинистых субстратов).

В данной работе мы рассматриваем активность видов применительно не к какому-либо одному ландшафту или высотному поясу, а ко всему острову в целом. Анализ распределения лишайников по ландшафтам о-ва Врангеля показал, что они

[1] Определялась по мощности снежного покрова в период максимума снегонакопления (Холод, 1993): 1) ахионные (полное сдувание снега), 2) олигохионные (9—15 см), 3) мезохионные (15—35 см), 4) мезомакрохионные (35—70 см), 5) макрохионные (70—90 см), 6) мегахионные (более 90 см) экотопы.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика экотопов и соответствующая им растительность

Местоположение	Экотопы				Растительность
	по литологическому составу	по характеру увлажнения	по геохимическим особенностям субстрата	по степени заснеженности	
1. Каменистые вершины, плато, крупноглыбистые россыпи	Каменистые	Ксероморфные	Некарбонатные	Ахионные	Лишайниковые сообщества и разреженные группировки с *Bryocaulon divergens*, *Alectoria nigricans*, *Umbilicaria proboscidea*, *Melanelia stygia*, *Pseudephebe pubescens*
2. Денудационные склоны с подвижными осыпями на сланцах	»	»	»	»	Разреженные группировки и сообщества с *Luzula confusa*, *Claytonia arctica*, *Saxifraga firma*, *Minuartia macrocarpa*, *Androsace ochotensis*
3. Нагорные террасы и верхние части шлейфов с каменисто-щебнистыми полигонами	Каменисто-щебнистые	Мезоморфные	»	Олигохионные	Полигональные тундры с *Salix phlebophylla*, *Luzula confusa*, *Oxytropis czukotica*, *Dicranum elongatum*, *Ditrichum flexicaule*
4. Щебнистые и мелкокаменистые склоны сланцевых массивов южных экспозиций	То же	Ксероморфные	Нейтральные	»	Сообщества и разреженные группировки с *Carex rupestris*, *Hierochloe alpina*, *Selaginella sibirica*, *Claytonia arctica*, *Rumex acetosa* subsp. *pseudoxyria*
5. Возвышенные части суглинисто-щебнистых шлейфов	Суглинисто-щебнистые	Ксеромезоморфные	Некарбонатные	Мезохионные	Дриадовые (*Dryas punctata*) тундры с *Parrya nudicaulis*, *Minuartia macrocarpa*, *Saussurea tilesii*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Thamnolia vermicularis*
6. Суглинистые водоразделы внутренней части острова	Суглинистые	»	»	»	Кустарниковые (*Salix glauca*) тундры с *Dryas punctata*, *Astragalus umbellatus*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*
7. Суглинистые водоразделы северной приморской равнины	»	»	»	»	Разреженные группировки с *Artemisia tilesii*, *A. arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, *Deschampsia borealis*, *Potentilla hyparctica*

8. Щебнисто-суглинистые водораздельные увалы и шлейфы центральной и южной части острова	Щебнисто-суглинистые	Мезоморфные	Нейтральные	»	Пятнистые осоково-моховые (*Carex lugens*, *Salix reptans*, *Alopecurus alpinus* subp. *borealis*, *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Tomentypnum nitens*, *Dicranum spadiceum*) тундры
9. Щебнисто-суглинистые водораздельные увалы северной приморской равнины	То же	»	Некарбонатные	»	Пятнистые ивово-травяно-моховые (*Salix polaris*, *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium turgidum*) тундры
10. Надпойменные террасы крупных рек	Суглинисто-галечные	»	»	»	Лишайниково-моховые (*Thamnolia vermicularis*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladina arbuscula*, *Sphaerophorus globosus*, *Dicranum elongatum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Anastrophyllum minutum*) тундры
11. Нижние, суглинистые части водораздельных склонов востока острова	Щебнисто-суглинистые	»	»	»	Злаково-моховые (*Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Kiaeria glacialis*, *Sanionia uncinata*, *Racomitrium afoninae*, *Dicranum spadiceum*, *Aulacomnium turgidum*) тундры
12. Шлейфы и пологие склоны со слабым проточным увлажнением	То же	Гигромезоморфные	»	»	Ивово-травяно-моховые (*Salix pulchra*, *Petasites frigidus*, *Lagotis minor*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*) тундры
13. Ложбины стока на шлейфах и пологих склонах	»	Гигроморфные	»	»	Травяно-моховые (*Carex stans*, *Eriophorum polystachion*, *Rumex arcticus*, *Sphagnum squarrosum*, *S. fimbriatum*, *Limprichtia revolvens*) болота
14. Сухие склоны известняковых и песчаниковых массивов	Каменисто-щебнистые	Ксероморфные	Карбонатные	Ахионные	Разреженные группировки с *Oxytropis gorodkovii*, *Saxifraga oppositifolia*, *Potentilla subvahliana*, *Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis*
15. Высокие речные террасы в зоне сноса и аккумуляции материала разрушения известняковых и песчаниковых массивов	Суглинисто-щебнистые	»	»	Олигохионные	Ивово-дриадовые (*Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, *Dryas chamissonis*) куртинные тундры с *Oxytropis wrangelii*, *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Местоположение	Экотопы				Растительность
	по литологическому составу	по характеру увлажнения	по геохимическим особенностям субстрата	по степени заснеженности	
16. Щебнисто-суглинистые водоразделы, пологие склоны и шлейфы на материале разрушения известняковых и песчаниковых массивов	Щебнисто-суглинистые	Мезоморфные	Карбонатные	Мезохионные	Пятнистые дриадовые (*Dryas integrifolia*) тундры с *Salix rotundifolia*, *Saxifraga oppositifolia*, *Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Syntrichia ruralis*
17. Депрессии водоразделов и склонов на материале разрушения известняковых и песчаниковых массивов	То же	»	»	Макрохионные	Ивово-мохово-травяные (*Salix rotundifolia*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium inclinatum*, *Campylium stellatum*, *Oxytropis wrangelii*, *Saxifraga hirculus*, *Myosotis asiatica*) тундры
18. Зоны перегиба склонов (отрицательные) с мощным, но быстро стаивающим снежным покровом	»	»	Некарбонатные	»	Дриадово-кассиоповые (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*) тундры с *Saussurea tilesii*, *Petasites glacialis*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Flavocetraria cucullata*, *Stereocaulon alpinum*
19. Зоны перегиба склонов (отрицательные) с мощным и медленно стаивающим снежным покровом	»	»	Нейтральные	»	Ивово-лишайниково-травянистые (*Salix polaris*, *Dactylina ramulosa*, *D. arctica*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria islandica*, *Oxyria digyna*, *Carex podocarpa*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*) тундры
20. Склоны, днища и террасы ущелий с мощным и исключительно долго лежащим снежным покровом	Каменисто-суглинистые	Гигромезоморфные	Некарбонатные	Мегахионные	Лишайниково-травянистые (*Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Alopecurus alpinus* subp. *borealis*, *Stellaria edwardsii*, *Ranunculus nivalis*, *Oxyria digyna*) тундры
21. Поймы крупных рек и нижние (припойменные) части склонов внутренней части острова	Супесчано-суглинистые	Мезоморфные	Нейтральные	Мезомакрохионные	Заросли ивняков (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*) с *Polemonium acutiflorum*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Polygonum viviparum*, *Valeriana capitata*

во многом реагируют на типы субстрата (что, впрочем, присуще не только арктическим тундрам), каковыми могут быть развалы плитняка, щебень (причем, либо карбонатный, либо некарбонатный), моховая дерновина, растительные остатки (деревянистые стволики ив, отмершие участки дриадовой шпалеры и моховых ковров) и др. Нами неоднократно отмечались случаи сходного набора лишайников на участках, высотный интервал между которыми составляет 500—600 м. Это означает, что на фактор высотной поясности в распределении лишайников накладывается другой, может быть, даже более сильный, чем изменение климатических параметров с высотой. Таким фактором и является тот или иной тип субстрата в пределах определенного экотопа. Подобные наблюдения привели нас к необходимости рассмотрения активности видов в рамках географически довольно гетерогенной территории. Впрочем, такой подход не отрицает возможности оценки активности видов лишайников в пределах более ограниченных территорий внутри острова, например, подзон или подзональных полос, высотных поясов (подпоясов) или геохимически контрастных ландшафтов (например, карбонатных и некарбонатных) и др.

Конкретные значения активности видов (категории V—I) рассчитывались нами в соответствии с работой Б. А. Юрцева и В. В. Петровского (1994), в которой принята обратная более ранней работе Б. А. Юрцева (1968) шкала балльных оценок. Нами внесены некоторые коррективы в эту шкалу в соответствии с особенностями распределения лишайников в ландшафтах о-ва Врангеля. Для категорий активности IV, III и II выделены варианты «а», «б» и «в», которые отражают соотношение параметров широты экологической амплитуды, с одной стороны, и постоянства и обилия вида — с другой. Вариант «а» характеризует некоторый «перевес» показателя широты экологической амплитуды вида (эвритопные и гемиэвритопные виды) относительно постоянства или обилия (имеющих пониженные значения). Вариант «б» отражает некоторое увеличение значения постоянства и обилия (как правило, высокое) при пониженном значении широты экологической амплитуды (гемиэвритопные или стенотопные виды). Вариант «в» выделен при низких значениях постоянства или обилия вида. Такое разделение на варианты существенно для дальнейшего анализа исторического процесса формирования существующего в настоящее время соотношения видов с различной широтой экологической амплитуды.

В категорию V — особо активных — входят виды с максимальными значениями всех 3 параметров, т. е. являющиеся эвритопными, постоянными и высокообильными. К категории IV — высокоактивных — отнесены виды, которые при эвритопном (гемиэвритопном) характере распространения имеют высокие (п) значения постоянства и пониженные (ср) значения обилия (вариант «а»), либо при гемиэвритопном характере распространения имеют высокие значения постоянства (п) и обилия (в) (вариант «б»). Кроме того, для варианта «б» характерно повышение обилия в одной или сразу в нескольких экологически близких группах экотопов. В категорию III вошла группа видов, характеризующаяся наибольшей несогласованностью всех трех параметров активности. Выделено 3 варианта: «а» — гемиэвритопные виды с высокими (п, в) или пониженными (сп, ср) значениями постоянства и обилия; «б» — гемистенотопные виды с высокими (п, в) или пониженными (сп, ср) значениями постоянства и обилия; «в» — гемистенотопные виды с пониженными значениями постоянства (ср) и низкими (м) значениями обилия. Категория II — малоактивных видов — представлена двумя вариантами: «б» — гемистенотопы при пониженных значениях постоянства (сп) и обилия (ср) и «в» — гемистенотопы при низких значениях постоянства (е) или обилия (м). К категории I — неактивных — отнесены виды, встреченные, как правило, 1—2 раза (в последнем случае — только в одном типе экотопов).

Активность видов лишайников отражена в табл. 2.

Далее нами проводилось попарное сравнение лихеноценотипов и рассчитывалось значение коэффициента сходства Съеренсена—Чекановского. Результатом этого явилась матрица сходства лихеноценотипов, на основе которой была построена дендрограмма (рис. 1) и получены группы лихеноценотипов, представляющие основу для выделения экологических групп видов. В процессе их выделения исключительное предпочтение имеет признак присутствия—отсутствия вида. Если вид присутствует в данном спектре экотопов даже с невысоким значением постоянства (вплоть до значений I и «+»), а во всех других отсутствует, то он включается в рассматриваемую экологическую группу. Допускается случай, когда вид встречается и в других экотопах, но в данной группе степень его присутствия выше. Этот последний параметр — среднее значение балла присутствия в группе — представляет собой отношение суммы всех значений постоянства в группе к количеству лихеноценотипов группы. Эти критерии выделения экологических групп не исключают ситуации, когда в одной группе могут встречаться виды с различающейся широтой экологической амплитуды, что, конечно, нарушает требование подобия экологических амплитуд видов в одной группе (Миркин и др., 1989). Однако эта ситуация отражает реальный факт исключительно большого различия в широте экологической амплитуды видов лишайников о-ва Врангеля. В то же время в одной экологической группе оказываются виды, имеющие в ней оптимум. Экологические группы могут содержать значительно меньшее число видов, чем встречается в этих типах экотопов. Однако входящие в них виды являются дифференцирующими по отношению к тому или иному экотопу и тем самым позволяют более точно определить совокупность факторов среды, формирующих этот экотоп.

Для установления влияния того или иного фактора среды на уровень видового разнообразия построены 2 типа рядов лихеноценотипов: общий и частный. Общий ряд построен на основе градиента видового разнообразия во всей совокупности лихеноценотипов. Частные ряды также отражают градиенты видового богатства, но по отношению к литологическим или геохимическим особенностям субстрата. В результате были получены 4 новые группы, после чего представилось возможным в пределах каждой группы выявить основные, влияющие на разнообразие лишайников, факторы среды.

Результаты

Активность видов. К категории особо активных (V) отнесено 5 таксонов: *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* var. *vermicularis*, *T. vermicularis* var. *subuliformis* (табл. 2). Из них в первую очередь следует отметить разновидность *vermicularis* голарктического арктовысокогорного вида с биполярным типом ареала *Thamnolia vermicularis* (Голубкова, 1983). Этот лишайник осваивает практически все экотопы о-ва Врангеля от каменистых вершин и плато до ложбин стока и берегов термокарстовых озер. В ряде случаев он выступает в роли лидера лишайниковых группировок, но чаще не имеет высоких значений покрытия и входит как постоянный компонент в большинство типов растительных сообществ и разреженных группировок. Высокую степень постоянства (III—V) в большинстве экотопов имеет *Flavocetraria cucullata*, не найденная только на моховых коврах восточной и в сообществах *Salix lanata* subsp. *richardsonii* центральной части острова. Третий вид этой группы — *Cetraria islandica* — при несколько пониженном значении постоянства (I—III) на отдельных типах эко-

ТАБЛИЦА 2

Лихеноценотипы и экологические группы видов лишайников о-ва Врангеля

Лихеноценотип	9	19	8	5	10	2	3	1	11	12	13
Количество описаний	35	29	22	19	15	21	17	22	27	11	12
Количество таксонов	80	62	72	64	77	54	63	72	55	39	20
А. Виды, преимущественно, щебнисто-суглинистых субстратов											
Pertusaria bryontha	I/+, 1	+/1	+/+	+/1	I/+		I/+				
P. geminipara	I/+	+/+		+/1	I/1						
Sticta arctica	I/+, 1		+/+	+/+	I/+						
Caloplaca tetraspora	I/+	+/+	+/+	+/+							
Cladonia chlorophaea			I/+		I/+						
Peltigera lepidophora	I/+, 1				I/1						
Cladina stygia			+/+		I/+, 1						
Б. Виды, имеющие оптимум на каменисто-щебнистых и каменистых субстратах											
Bryocaulon divergens	II/+, 1		I/+	II/+, 2	V/+, 1	V/+–3	IV/+–2	V/+–4	I/+	II/+, 1	I/+
Alectoria ochroleuca	I/+, 1		+/1	+/+	III/+–2	IV/+, 1	II/+, 1	V/+–2	+/+	+/+	
A. nigricans	I/+, 1		I/1		III/+–2	III/+, 1	III/+, 1	III/1, 2	+/+	II/+, 1	I/+
Cladina arbuscula	I/1		I/+, 1		III/+–2	II/+, 1	II/+, 1	II/1	I/+, 1	II/+, 1	I/+
Parmelia omphalodes subsp. *glacialis*	+/+					I/+, 1	I/1	I/1			
Pseudephebe minuscula						I/+, 1		I/1			
Б1. Виды, преимущественно, каменисто-щебнистых субстратов											
Melanelia infumata						I/+	I/+				
Mycoblastus sanguinarius						+/+	I/+	+/+			
*Fuscopannaria viridescens**			+/+	+/+		+/+	I/+, 1				
Б2. Виды, преимущественно, каменистых субстратов											
Umbilicaria proboscidea			+/+		I/+	II/1	I/+, 1	IV/+–4			
Pseudephebe pubescens					I/+	III/+, 2	I/1	IV/+–2			
Rhizocarpon geographicum						I/2		III/1–3			

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Лихеноценотип	9	19	8	5	10	2	3	1	11	12	13
Количество описаний	35	29	22	19	15	21	17	22	27	11	12
Количество таксонов	80	62	72	64	77	54	63	72	55	39	20
Cetraria nigricans						I/1	I/+	III/+−3	+/+		
Sphaerophorus fragilis						I/+, 1	I/1	III/+−2			
Melanelia stygia					I/+	I/+−2		II/1—3			
M. commixta						I/+, 1	I/1	II/1, 3			
Ophioparma ventosa var. *lapponica*								II/1—3			
Solorina crocea	I/+, 1	I/1			I/+	I/+, 1	I/+, 1	II/1, 2	I/+		
Brodoa oroarctica					I/+	I/+		II/1, 2			
Arctoparmelia separata					I/+	+/1		II/1			
Bryoria nitidula	I/+	+/1			I/+	I/1	I/1	II/1		I/+	
Japewia tornoënsis			+/+	+/+	I/+	I/+	I/+	II/+, 1	+/+		
Umbilicaria hyperborea						I/+, 1		I/3—6			
U. rigida								I/1, 2			
Allantoparmelia alpicola								I/2			
Arctoparmelia centrifuga								I/ 1, 2			
Melanelia hepatizon							I/+	I/+, 2			
Asahinea scholanderi								I/1			
*Lecidea alpestris**								I/+, 1			
Lecanora polytropa					I/+			I/+, 1			
Stereocaulon botryosum		+/1						I/+			
В. Виды, имеющие оптимум на гигроморфных местообитаниях											
Lobaria linita	II/+	I/+, 1	I/+	+/+	I/+	+/+	I/+		+/+	II/+	III/+
Cladonia gracilis	I/+−2	I/+, 1	II/+, 1		II/+, 1	I/1, 2	I/+		I/1, 2	III/+, 1	I/+, 1
C. gracilis ssp. *nigripes*	I/+, 1				I/+, 1				II/+−3	I/1	I/1
Siphula ceratites										I/+	I/1
Cladonia cf. *scabriuscula*			+/+								I/+

Г. Виды, имеющие оптимум на нивальных местообитаниях											
Cetrariella delisei	I/1	IV/+−4	I/+, 1	I/+, 1	I/1			+/1	II/+, 1	II/+, 1	
Cladonia stricta	I/+	+/+			I/1				I/+	I/+, 1	
Umbilicaria torrefacta								+/1			
Д. Виды, имеющие оптимум на суглинистых субстратах											
Psoroma hypnorum	II/+, 1	I/+, 1	I/+	II/+	I/+	I/+	II/+		+/+	I/+	
Nephroma expallidum	II/+, 1	II/+, 1	I/+	I/+, 1	I/+		I/+		+/1		
Е. Виды, имеющие оптимум на пойменных террасах											
Peltigera aphthosa	II/+−2	I/+	I/+, 1	I/+, 1	I/1	+/+	I/+, 1		+/+	I/1	I/+, 1
Cladonia pocillum	I/+	II/+, 1	I/1	I/+, 1	I/+		I/+, 1				
Ж. Виды карбонатных внепойменных субстратов											
Caloplaca cerina		+/+	+/+								
Megaspora verrucosa	+/+			+/+							
Rinodina roscida			I/+, 1	+/+							
Vulpicida tilesii			+/+	+/+							
*Polyblastia sendtneri**			+/+								
Allocetraria madreporiformis		+/1									
Lecanora hagenii var. *saxifragae*	+/+										
*L. zosterae**											
Biatora sp.											
*Caloplaca saxifragarum**											
*C. celata***											
З. Виды щебнистых склонов южной экспозиции											
Leptogium gelatinosum											
*Agonimia tristicula***											
И. Виды карбонатных пойменных субстратов											
Physconia muscigena	I/+, 1	I/+	+/+	+/1			I/+				
Lecanora epibryon	+/+	+/1	+/+	I/+, 1			I/+, 1				

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Лихеноценотип	9	19	8	5	10	2	3	1	11	12	13
Количество описаний	35	29	22	19	15	21	17	22	27	11	12
Количество таксонов	80	62	72	64	77	54	63	72	55	39	20
К. Виды с широкой экологической амплитудой											
Thamnolia vermicularis var. *vermicularis*	III/+, 2	II/+, 1	V/+, 1	III/+, 1	IV/+–2	IV/+, 1	V/+–2	III/+, 1	I/+, 1	IV/+, 1	IV/+, 1
Dactylina arctica	IV/+, 1	III/+, 1	III/+, 1	III/+, 1	III/+, 1	I/+, 1	II/+, 1	I/+, 1	II/+, 1	I/+	I/+
Flavocetraria cucullata	III/+, 1	II/+, 1	IV/+, 1	III/+, 1	V/+–2	III/+, 1	IV/+, 1	III/+–2		IV/+, 1	I/+
F. nivalis	I/+, 1	I/+, 1	II/+, 1	III/+, 1	II/+, 1	II/+, 1	II/+, 1	III/+, 1	I/+, 1	I/+	
Cetraria islandica	IV/+, 1	III/+–4	III/+, 1	I/+, 1	III/+–2	II/+, 1	II/+, 1	I/+	I/+, 1	II/+, 1	I/1
Ochrolechia frigida	I/+, 1	+/1	IV/+, 1	II/+, 1	I/+, 1	III/+–2	III/+, 1	III/1–3	+/2	I/1	
Thamnolia vermicularis var. *subuliformis*	IV/+, 1	I/+	I/1, 2		II/+–2	+/2	I/1	I/+, 1	IV/+–2	I/+	
Cladonia pyxidata	III/+, 1	I/+, 1	II/+, 1	+/+	I/1	I/+	I/+	+/1	+/1	I/+	I/+
Stereocaulon alpinum	II/+, 1	III/1, 2	II/+, 1	+/+	I/1		I/+	I/+, 1	+/+		
Cetraria islandica subsp. *crispiformis*	II/+, 1	I/+, 1	I/+, 2	I/+, 1	II/+–2	I/+	II/+, 1	I/+, 1	III/+, 1	I/+	I, +
Ochrolechia inaequatula	II/+, 1	I/+, 1	I/+, 1	II/+	III/+–3	I/+, 1	I/1		III/+, 1	II/+, 1	
Cladonia coccifera	I/+, 1	I/+, 1	I/+, 1	+/+	II/+, 1	+/+	I/+, 1	I/+, 1	I/+, 1	I/+	
Stereocaulon rivulorum	I/+, 1	I/1	I/+, 1	+/+	I/+		I/1	I/1	I/+	I/1	I/+
Rinodina turfacea	I/+	+/+	II/+	II/+	I/+	I/+	II/+, 1		+/+	I/+	
Sphaerophorus globosus	II/+, 1	I/+	II/+, 1	II/+, 1	IV/+, 1	I/+, 1	III/+, 1	II/+, 1	II/+, 1	I/+	
Dactylina ramulosa	+/+	II/+, 1	+/+	+/+			I/1	+/1	I/+, 1		
Lepraria neglecta	I/+	I/+	I/+	I/+			I/+			I/+	
Cetrariella fastigiata	II/+, 1	II/+	+/+	+/+	I/+, 1	I/+		I/1	III/+		
Прочие виды											
Parmelia omphalodes	I/+	+/+	+/+	II/+, 1	I/1–3	III/+, 1	III/+, 1	II/1, 2	I/+		
Peltigera leucophlebia	I/+, 1	I/+, 1	I/+, 1	I/+	I/1		I/1				
Cladonia amaurocraea	I/+		I/+	+/+	I/+, 1	+/+	I/+		I/+	I/+	+/1
Arctomia delicatula			+/+		I/+	+/+	I/+		+/+		

Caloplaca tiroliensis	I/+		+/+	+/+		+/+					
Ochrolechia androgyna		+/+	I/+		I/2					I/+	
Peltigera rufescens	I/+, 1	I/+, 1	I/+						I/+	I/+	I/1
Protopannaria pezizoides	II/+	+/+	I/+	+/+	I/+			+/+			
Lecidea ramulosa	I/+	+/1	+/+		I/+						
Ochrolechia upsaliensis			+/+	I/+		+/+	I/+				
Cladonia pleurota	I/+, 1	+/+			I/1			+/+	+/+		
C. uncialis	+/+		I/+	I/+, 1	I/+		I/+	+/1	I/+	I/+	
Hypogymnia subobscura		I/+, 1		II/+, 1		I/+, 1	I/+, 1	+/1			
Cladina rangiferina	I/+, 1		+/1		II/1, 2		I/+	I/1	II/+–2		
Lopadium pezizoideum	I/+	I/+	+/+		I/+	+/+	I/+				
Bryonora castanea	I/+	+/+			I/+						
Candelariella vitellina			+/+	+/+	I/+			+/+			
Catapyrenium cinereum				+/+					+/+		
Dactylina beringica	I/+	I/+, 1			I/+, 1	+/+					
*Lecanora leptacinella***			+/+	+/+	I/+	+/+	I/+	I/+, 1			
Lopadium coralloideum	+/+				I/+		I/+		+/+	I/+	
Peltigera scabrosa	+/+	I/+, 1	+/+	+/1					I/+	I/+–2	
Pertusaria panyrga				I/+, 1	I/+	+/1	I/+, 1	+/1			
Cladonia alaskana		+/+	+/+		I/+		I/+		+/+	I/1	
C. macroceras	I/+, 1	I/+, 1	+/+	+/+					I/+		
Pertusaria coriacea	I/+, 1			+/1	I/+				+/+		
Buellia papillata	I/+			+/+	I/+						
Lecidella wulfenii	+/+			+/+			I/+				
Arctocetraria andrejevii	+/1	+/1	+/+						I/+		
Stereocaulon arenarium		+/+	I/+, 1		I/1			+/1			
Collema ceraniscum	III+–2	+/+									
Arctocetraria nigricascens									II/+		I/+
Buellia insignis	+/+	+/+					I/+, 1				
Mycobilimbia hypnorum			+/+	I/+							
Ramalina almquistii				+/+	I/+						
Cetraria kamczatica	I/+				I/+			I/+, 2	I/+		
Xanthoria elegans		+/1						+/+			
Caloplaca ammiospila			+/+	+/+	I/+				+/+		

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Лихеноценотип	9	19	8	5	10	2	3	1	11	12	13
Количество описаний	35	29	22	19	15	21	17	22	27	11	12
Количество таксонов	80	62	72	64	77	54	63	72	55	39	20
Masonhalea richardsonii		+/+	+/+		I/I						
Solorina bispora	+/+	I/+		+/I							
Leciophysma finmarkicum				+/+							
Cladonia squamosa	+/+				I/+					I/+	
Fulgensia bracteata											
Fuscopannaria praetermissa							I/+				
Gyalecta foveolaris		+/+		+/+							
Leptogium saturninum	+/+										
Mycobilimbia lobulata	+/+										
Ochrolechia grimmiae								+/+		I/+	
Peltigera canina	+/I				I/+						
*Toninia squalida**											
*Xanthoria borealis**			+/+					+/I			
Evernia perfragilis											
Pertusaria glomerata											
Xanthoria sorediata						+/+					
Allantoparmelia almquistii						+/I		+/I			
Baeomyces sp.							I/+				
Caloplaca jungermanniae			I/+								
Cetraria aculeata		I/+									
*Micarea incrassata**	I/+							+/+			
Ophioparma ventosa								+/I			
Peltigera polydactylon					I/+						I/+
P. venosa											
Physcia dubia			+/+								
Placynthium nigrum						+/+					
*Rinodina olivaceobrunnea**				+/+							
Pertusaria oculata		+/I							I/+, I		

Peltigera malacea		+/+	+/+		
Baeomyces rufus	+/+				+/+
*Schadonia fecunda**	+/+		+/+		
Collema tenax					
Umbilicaria decussata				+/4	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Лихеноценотип	20	7	6	21	14	16	4	15	17	18	Класс постоянства	Широта экологической амплитуды	Группа постоянства	Градация обилия	Категория активности
Количество описаний	9	23	5	5	14	21	11	13	20	9					
Количество таксонов	26	47	25	14	46	51	51	19	51	21					
А. Виды, преимущественно, щебнисто-суглинистых субстратов															
Pertusaria bryontha		+/+									II	г/с	сп	ср	**II б**
P. geminipara											I	г/с	е	ср	**II в**
Sticta arctica						+/+					II	г/с	сп	м	**II в**
Caloplaca tetraspora											I	г/с	е	м	**II в**
Cladonia chlorophaea											+	г/с	е	м	**II в**
Peltigera lepidophora											+	г/с	е	ср	**II в**
Cladina stygia											+	г/с	е	ср	**II в**
Б. Виды, имеющие оптимум на каменисто-щебнистых и каменистых субстратах															
Bryocaulon divergens					I/+, 1		III/+, 1			II/+	IV	г/э	п	в	**IV б**
Alectoria ochroleuca		+/1	V/+, 1		II/+	I/+, 1	II/1			I/1	IV	э	п	в	**IV а**
A. nigricans		+/+			I/+		I/+, 1		+/+		IV	г/э	п	в	**IV б**
Cladina arbuscula	I/1									I/+	III	г/э	сп	ср	**III а**
Parmelia omphalodes subsp. *glacialis*											I	г/с	е	ср	**II в**
Pseudephebe minuscula											+	г/с	е	ср	**II в**

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Лихеноценотип	20	7	6	21	14	16	4	15	17	18	Класс постоянства	Широта экологической амплитуды	Группа постоянства	Градация обилия	Категория активности
Количество описаний	9	23	5	5	14	21	11	13	20	9					
Количество таксонов	26	47	25	14	46	51	51	19	51	21					
Б1. Виды, преимущественно, каменисто-щебнистых субстратов															
Melanelia infumata											+	г/с	е	м	**II в**
Mycoblastus sanguinarius											I	г/с	е	м	**II в**
*Fuscopannaria viridescens**			I/+								II	г/с	сп	м	**II в**
Б2. Виды, преимущественно, каменистых субстратов															
Umbilicaria proboscidea											II	г/с	сп	в	**III б**
Pseudephebe pubescens							I/1				II	г/с	сп	в	**II б**
Rhizocarpon geographicum											+	г/с	е	в	**II б**
Cetraria nigricans	I/+										II	г/с	сп	в	**II б**
Sphaerophorus fragilis											I	г/с	е	ср	**II в**
Melanelia stygia							I/+				I	г/с	е	в	**II б**
M. commixta	+/+										I	г/с	е	ср	**II в**
Ophioparma ventosa var. *lapponica*											+	с	е	в	**II б**
Solorina crocea	I/+										II	г/с	сп	ср	**III б**
Brodoa oroarctica					I/+		I/+				II	г/с	сп	в	**II б**
Arctoparmelia separata					I/+						I	г/с	е	ср	**II в**
Bryoria nitidula						+/1	I/+				III	г/с	сп	ср	**III б**
Japewia tornoënsis											II	г/с	сп	м	**III в**
Umbilicaria hyperborea											+	г/с	е	в	**II б**
U. rigida											+	с	е	ср	**II в**
Allantoparmelia alpicola											+	с	е	в	**I**
Arctoparmelia centrifuga											+	с	е	в	**II б**
Melanelia hepatizon											+	г/с	е	ср	**II в**
Asahinea scholanderi											+	с	е	ср	**I**
*Lecidea alpestris**											+	с	е	ср	**I**

Lecanora polytropa											+	г/с	е	ср	**II в**
Stereocaulon botryosum											+	г/с	е	ср	**II в**
В. Виды, имеющие оптимум на гигроморфных местообитаниях															
Lobaria linita		+/+	II/1								III	г/э	сп	ср	**III а**
Cladonia gracilis											III	г/э	сп	в	**III а**
C. gracilis ssp. *nigripes*											II	г/с	сп	ср	**II б**
Siphula ceratites											+	г/с	е	ср	**II в**
Cladonia cf. *scabriuscula*											+	г/с	е	м	**II в**
Г. Виды, имеющие оптимум на нивальных местообитаниях															
Cetrariella delisei	V/1–5				I/+, 1	+/1			I/+, 1	II/1	IV	г/э	п	в	**IV б**
Cladonia stricta	II/+, 1	+/+									II	г/с	сп	ср	**III б**
Umbilicaria torrefacta	I/2										+	г/с	е	ср	**II в**
Д. Виды, имеющие оптимум на суглинистых субстратах															
Psoroma hypnorum		II/+, 1	II/+, 1			+/+	I/+				IV	г/э	п	ср	**III а**
Nephroma expallidum		I/+, 1	III/+, 1				I/+		+/+		III	г/э	сп	ср	**III а**
Е. Виды, имеющие оптимум на пойменных террасах															
Peltigera aphthosa		+/+	III/+–2	III/+, 1					+/1		IV	г/э	п	в	**III а**
Cladonia pocillum		I/+, 1	II/1	III/1		II/1	I/+, 1		III/+, 1	II/+	IV	г/э	п	ср	**III а**
Ж. Виды карбонатных внепойменных субстратов															
Caloplaca cerina				I/+	II/+	I/+	I/+	I/+	+/+		II	г/с	сп	м	**III в**
Megaspora verrucosa		I/+			I/+, 1	II/+	I/+	I/+	+/+		II	г/с	сп	м	**III в**
Rinodina roscida					III/+, 1	IV/+, 1		II/+, 1	I/+		II	г/с	сп	ср	**II б**
Vulpicida tilesii					III/+, 1	I/1		I/1	I/+, 1		II	г/с	сп	ср	**II б**
*Polyblastia sendtneri**		I/+			I/1	I/+	I/+		+/+		II	г/с	сп	м	**II в**
Allocetraria madreporiformis		+/1			III/+, 1			I/+	I/+, 1		II	г/с	сп	ср	**II б**
Lecanora hagenii var. *saxifragae*					I/+	I/+					I	г/с	е	м	**II в**
*L. zosterae**					I/+	+/+					+	г/с	е	м	**II в**

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Лихеноценотип	20	7	6	21	14	16	4	15	17	18	Класс постоянства	Широта экологической амплитуды	Группа постоянства	Градация обилия	Категория активности
Количество описаний	9	23	5	5	14	21	11	13	20	9					
Количество таксонов	26	47	25	14	46	51	51	19	51	21					
Biatora sp.					I/+						+	с	е	м	**I**
*Caloplaca saxifragarum**					I/+						+	с	е	м	**I**
*C. celata***						I/+					+	с	е	м	**I**
З. Виды щебнистых склонов южной экспозиции															
Leptogium gelatinosum						+/+	I/+		+/+		I	г/с	е	м	**I**
*Agonimia tristicula***					I/+		I/+				+	г/э	е	в	**II в**
И. Виды карбонатных пойменных субстратов															
Physconia muscigena		+/+	I/+	I/+	I/+	II/+, 1	II/+, 1	V/+, 1	III/+, 1		IV	г/э	п	ср	**III а**
Lecanora epibryon		+/1		I/+	II/+, 2	III/+, 1	II/+, 1	IV/1	II/+, 1		III	г/э	сп	ср	**III а**
К. Виды с широкой экологической амплитудой															
Thamnolia vermicularis var. *vermicularis*	I/+	IV/1	I/1	I/+	III/+−2	III/+−2	IV/+, 1	IV/+, 1	III/+−2	V/+, 1	V	э	п	в	**V**
Dactylina arctica	I/1	I/+	I/1		I/+, 1	II/+, 1		I/ 1	II/+, 1	IV/1, 2	V	э	п	ср	**IV а**
Flavocetraria cucullata	I/1	III/+, 1	II/1		III/+−2	III/+, 1	III/1	II/+, 1	IV/+−2	V/1, 2	V	э	п	в	**V**
F. nivalis	I/+	I/+, 1			II/+, 1	II/1	III/+, 1	II/1	II/+, 1	II/+, 1	V	э	п	ср	**IV а**
Cetraria islandica	III/+−2	I/+	I/1		I/+, 1	I/+			I/+, 1	III/1	V	э	п	в	**V**
Ochrolechia frigida		I/+, 1	I/2		I/+	II/1	III/+, 1	II/1	I/+, 1	I/+	V	э	п	в	**V**
Thamnolia vermicularis var. *subuliformis*	I/1	I/1, 2	II/1		III/+−2	II/1, 2	I/+, 1		II/+, 1	I/+	V	э	п	в	**V**
Cladonia pyxidata	I/+	II/+, 1				I/1	I/+	I/+		I/1	V	э	п	ср	**IV а**
Stereocaulon alpinum	III/1	+/+	II/1	II/+, 1	I/+	I/+, 1			I/+	IV/1	IV	э	п	ср	**IV а**
Cetraria islandica subsp. *crispiformis*		+/+			I/+, 1	I/+, 1	I/+, 1		+/+		IV	г/э	п	в	**IV б**
Ochrolechia inaequatula		II/+, 1	I/1	II/1	I/+	+/1	I/1		I/+, 1		IV	э	п	ср	**IV а**

Cladonia coccifera	II/+, 1	II/+, 1	I/1	I/1							IV	г/э	п	ср	**III а**
Stereocaulon rivulorum	I/+	+/+							+/+		IV	г/э	п	ср	**III а**
Rinodina turfacea		I/+	I/+			I/+	I/+		I/+, 1		IV	г/э	п	м	**III а**
Sphaerophorus globosus							I/+			I/+	III	г/э	сп	ср	**III а**
Dactylina ramulosa					II/+, 1	+/1			I/+	I/+	III	г/э	сп	ср	**III а**
Lepraria neglecta		I/+	I/+	I/1			I/+		II/+		III	г/э	сп	м	**III а**
Cetrariella fastigiata	I/+	I/+								I/+	III	г/э	сп	ср	**III а**
Прочие виды															
Parmelia omphalodes	I/1						III/+, 1				III	г/э	сп	ср	**III а**
Peltigera leucophlebia			I/1			+/1	I/1		+/+		III	г/с	сп	ср	**III а**
Cladonia amaurocraea	I/+										III	г/с	сп	ср	**III б**
Arctomia delicatula					I/+	+/+	I/+		+/+		III	г/с	сп	м	**III в**
Caloplaca tiroliensis		I/+			II/+	II/+	I/+		I/+		III	г/с	сп	м	**III в**
Ochrolechia androgyna		I/+, 1	I/1	I/+			I/+		+/1		III	г/с	сп	ср	**III б**
Peltigera rufescens						+/+		I/1	I/+, 1		III	г/с	сп	ср	**III б**
Protopannaria pezizoides	I/+	+/1		II/+							III	г/с	сп	м	**III в**
Lecidea ramulosa					II/+, 1	I/+, 1			II/+	I/+	II	г/с	сп	ср	**III б**
Ochrolechia upsaliensis					I/+, 1	+/1	I/+, 1	I/1			II	г/с	сп	ср	**III б**
Cladonia pleurota	I/+	+/+					I/1				II	г/с	сп	ср	**III б**
C. uncialis											II	г/с	сп	м	**III в**
Hypogymnia subobscura			I/1		I/+		I/+, 1				II	г/с	сп	ср	**III б**
Cladina rangiferina										I/1	II	г/с	сп	в	**III б**
Lopadium pezizoideum									+/+		II	г/с	сп	м	**III в**
Bryonora castanea	I/+	+/+							+/+		II	г/с	сп	м	**III в**
Candelariella vitellina								I/+	+/+		II	г/с	сп	м	**III в**
Catapyrenium cinereum		+/+				+/+	I/+		+/+		II	г/с	сп	м	**III в**
Dactylina beringica					I/+				I/+		II	г/с	сп	ср	**III б**
*Lecanora leptacinella***											II	г/с	сп	м	**II в**
Lopadium coralloideum			I/+								II	г/с	сп	м	**II в**
Peltigera scabrosa											II	г/с	сп	ср	**II б**
Pertusaria panyrga						I/+					II	г/с	сп	ср	**II б**
Cladonia alaskana											II	г/с	сп	м	**II в**
C. macroceras										I/+	II	г/с	сп	ср	**II б**

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Лихеноценотип	20	7	6	21	14	16	4	15	17	18	Класс постоянства	Широта экологической амплитуды	Группа постоянства	Градация обилия	Категория активности
Количество описаний	9	23	5	5	14	21	11	13	20	9					
Количество таксонов	26	47	25	14	46	51	51	19	51	21					
Pertusaria coriacea						I/+, 1					II	г/с	сп	ср	**II б**
Buellia papillata					I/+	+/+					II	г/с	сп	м	**II в**
Lecidella wulfenii		+/+				+/+					II	г/с	сп	м	**II в**
Arctocetraria andrejevii	I/+										II	г/с	сп	ср	**II б**
Stereocaulon arenarium	I/+										II	г/с	сп	ср	**II б**
Collema ceraniscum						+/+	I/+				I	г/с	е	ср	**II в**
Arctocetraria nigricascens	I/+	+/+									I	г/с	е	м	**II в**
Buellia insignis									+/+		I	г/с	е	м	**II в**
Mycobilimbia hypnorum						I/+	I/+				I	г/с	е	м	**II в**
Ramalina almquistii					I/+		I/+				I	г/с	е	м	**II в**
Cetraria kamczatica											I	г/с	е	ср	**II в**
Xanthoria elegans					I/1			I/+			I	г/с	е	ср	**II в**
Caloplaca ammiospila											I	г/с	е	м	**II в**
Masonhalea richardsonii										I/+	I	г/с	е	м	**II в**
Solorina bispora									I/+, 1		I	г/с	е	ср	**II в**
Leciophysma finmarkicum					I/+	I/+	I/+				I	г/с	е	м	**II в**
Cladonia squamosa											I	г/с	е	м	**II в**
Fulgensia bracteata		I/+				+/+			+/+		I	г/с	е	м	**II в**
Fuscopannaria praetermissa			I/+				I/+				I	г/с	е	м	**II в**
Gyalecta foveolaris					I/+						I	г/с	е	м	**II в**
Leptogium saturninum						+/+			+/+		I	г/с	е	м	**II в**
Mycobilimbia lobulata		I/+							I/+		I	г/с	е	м	**II в**
Ochrolechia grimmiae							I/+				I	г/с	е	м	**II в**
Peltigera canina						+/1					I	г/с	е	ср	**II в**
*Toninia squalida**		+/+			I/+, 1				+/+		I	г/с	е	м	**II в**
*Xanthoria borealis**							I/+				I	г/с	е	м	**II в**

Evernia perfragilis					II/+			I/+	+/1		I	г/с	е	м	**II в**
Pertusaria glomerata		+/+					I/+, 1	I/1			I	г/с	е	ср	**II в**
Xanthoria sorediata							I/+				+	г,с	е	м	**II в**
Allantoparmelia almquistii											+	г/с	е	ср	**II в**
Baeomyces sp.		I/+									+	г/с	е	м	**II в**
Caloplaca jungermanniae						+/+					+	г/с	е	м	**II в**
Cetraria aculeata					I/+						+	г/с	е	м	**II в**
*Micarea incrassata**											+	г/с	е	м	**II в**
Ophioparma ventosa							I/+				+	г/с	е	ср	**II в**
Peltigera polydactylon											+	г/с	е	м	**II в**
P. venosa		+/+		I/1							+	г/с	е	ср	**II в**
Physcia dubia							I/+				+	г/с	е	м	**II в**
Placynthium nigrum					I/1						+	г/с	е	м	**II в**
*Rinodina olivaceobrunnea**		+/+									+	г/с	е	м	**II в**
Pertusaria oculata											+	г/с	е	ср	**II в**
Peltigera malacea											+	г/с	е	м	**II в**
Baeomyces rufus											+	г/с	е	м	**II в**
*Schadonia fecunda**											+	г/с	е	м	**II в**
Collema tenax						+/+			+/+		+	г/с	е	м	**II в**
Umbilicaria decussata											+	с	е	в	**I**

Примечание. С низким постоянством и крайне низкой активностью (I) единично встречены стенотопные — *Amandinea punctata*, *Epilichen scabrosus*,* *Mycobilimbia berengeriana*,* *Pertusaria dactylina*, *Polychidium muscicola*, *Solorina saccata* (9); *Stereocaulon glareosum* (19); *Cladonia acuminata*, *Leprocaulon subalbicans*** (8); *Candelariella aurella*, *Buellia geophila* (5); *Asahinea chrysantha*, *Nephroma arcticum*, *Cladonia furcata*, *Lecanora geophila** (10); *Phaeophyscia nigricans** (2); *Buellia epigaea*,* *Cladonia subfurcata*, *Peltigera didactyla* (3); *Arctoparmelia incurva*, *Euopsis pulvinata*, *Melanelia panniformis*, *Sporastatia testudinea*, *Stereocaulon depressum*,* *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. lyngei** (1); *Brigantiaea fuscolutea*, *Cladonia bellidiflora*, *Pilophorus robustus*, *Sagiolechia rhexoblephara*,* *Stereocaulon groenlandicum* (11); *Cladonia cervicornis* subsp. *verticillata*, *Icmadophila ericetorum* (12); *Arthrorhaphis* sp., *Phaeorrhiza nimbosa* (7); *Baeomyces carneus* (6); *Biatora subduplex** (21); *Polyblastia gelatinosa* (14); *Buellia pulverulenta*,* *Leptogium lichenoides** (16); *Parmelia fraudans*, *P. saxatilis*, *P. sulcata* (4); *Bacidia bagliettoana*, *Lecidoma demissum*, *Protoblastenia terricola*, *Solorina spongiosa* (17).

Номера лихеноценотипов соответствуют номерам типов экотопов в табл. 1. Лихеноценотипы 17 и 18 не вошли в экологические группы видов. * — новые виды для о-ва Врангеля, ** — новые виды для Российской Арктики. Римские цифры и знак «+» в колонках — классы постоянства вида внутри лихеноценотипа и во всей их совокупности; арабские цифры и знак «+» после косой черты — покрытие (обилие) вида; широта экологической амплитуды: э — эвритопные, г/э — гемиэвритопные, г/с — гемистенотопные, с — стенотопные виды; группы постоянства: п — постоянные, сп — спорадические, е — единичные виды; градации обилия: в — высокообильные, ср — среднеобильные, м — малообильные виды; категории активности (римские жирные цифры с буквами) — см. в тексте.

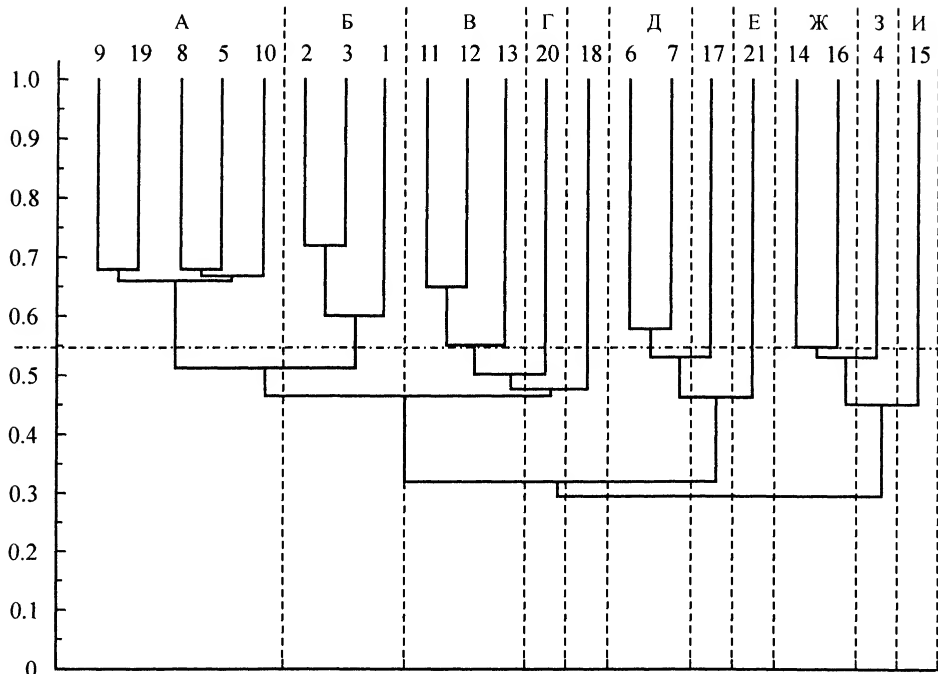


Рис. 1. Дендрограмма сходства флористического состава лихеноценотипов.

По оси ординат — коэффициент Съеренсена-Чекановского. Цифрами обозначены лихеноценотипы и соответствующие им типы экотопов; прописными буквами — экологические группы видов; горизонтальная черта — уровень сходства 0.56. Колонки без прописных букв между группами Г и Д, Д и Е соответствуют группам, не имеющим дифференцирующих видов.

топов особенно активен в зональных типах тундр и во всем комплексе местообитаний с долгим залеганием снега. Отметим, что эти виды на западе и юго-востоке Чукотского п-ова также входят в группу наиболее активных, занимая соответственно первые места в списке наиболее часто встречающихся видов (Макарова, Катенин, 1983, 1990). Не найдены в 2 типах местообитаний: *Ochrolechia frigida* — на местах долгого лежания снега и в зарослях ивы, *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* — на карбонатных речных террасах и также в зарослях *Salix lanata* subsp. *richardsonii*.

К категории высокоактивных (**IV**) относится 10 таксонов. Они подразделяются на 2 варианта. Вариант «а» включает эвритопные *Alectoria ochroleuca*, *Cladonia pyxidata*, *Dactylina arctica*, *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia inaequatula*, *Stereocaulon alpinum*. Эти лишайники принимают активное участие в зональных типах растительных сообществ, осваивают каменисто-щебнистые, нивальные и почти весь спектр карбонатных местообитаний. Эти виды нигде не имеют высокого обилия, а их постоянство обычно находится в диапазоне I—II. Виды второго варианта («б») имеют более узкий экологический диапазон; их оптимум приходится либо на каменисто-щебнистые (*Alectoria nigricans*, *Bryocaulon divergens*), либо на местообитания с долгим лежанием снега (*Cetrariella delisei*), в меньшей степени — на моховые тундры (*Cetraria islandica* subsp. *crispiformis*). Здесь виды проявляют высокое постоянство (III—V) и имеют довольно высокие значения покрытия (2—4). При этом они активно идут и на другие экотопы, что в целом характерно для растительного покрова арктических тундр, где освоение одним и тем же набором видов широкого

спектра экотопов является следствием обеднения банка видов при переходе от подзоны гипоарктических тундр к подзоне арктических (Чернов, Матвеева, 1979).

К категории среднеактивных (**III**) отнесено 42 таксона. Вариант «а» насчитывает 18 видов: *Cetrariella fastigiata*, *Cladina arbuscula*, *Cladonia coccifera*, *C. gracilis*, *C. pocillum*, *Dactylina ramulosa*, *Lecanora epibryon*, *Lepraria neglecta*, *Lobaria linita*, *Nephroma expallidum*, *Parmelia omphalodes*, *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *Physconia muscigena*, *Psoroma hypnorum*, *Rinodina turfacea*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon rivulorum*. Для этих видов характерно относительно равномерное распределение по всему спектру экотопов. Особенно характерно активное освоение видами этого варианта всех равнинных территорий острова — пологонаклонных равнин, подгорных шлейфов. Ряд видов этой категории — *Cladonia coccifera*, *C. pocillum*, *Lecanora epibryon*, *Physconia muscigena*, *Psoroma hypnorum* — достигает своего экологического оптимума именно в арктических тундрах. О довольно широкой амплитуде видов этого варианта свидетельствует и тот факт, что некоторые виды, такие как *Cladonia coccifera*, *C. pocillum*, постоянно встречаются в местах скопления снега. Вариант «б» включает 13 таксонов. Для них характерно некоторое увеличение значения постоянства и обилия в некоторых экотопах. Выделяется несколько небольших подгрупп: *Bryoria nitidula*, *Solorina crocea*, *Umbilicaria proboscidea* (каменистые субстраты); *Cladonia stricta* (места особенно долгого залеживания снега); *Cladonia amaurocraea*, *C. pleurota*, *Peltigera rufescens* (щебнисто-суглинистые шлейфы, мезо- или гигромезоморфные); *Ochrolechia androgyna* (суглинистые шлейфы, ксеромезоморфные); *Cladina rangiferina*, *Dactylina beringica*, *Hypogymnia subobscura* (суглинисто-щебнистые шлейфы, надпойменные террасы, места залеживания снега), *Lecidea ramulosa*, *Ochrolechia upsaliensis* (карбонатные субстраты, щебнистые). Для большинства этих групп характерно повышение значения постоянства и только для одной группы — каменистых субстратов — повышение значения обилия. Вариант «в» включает 11 таксонов, характеризующихся низким обилием, иногда — единичной встречаемостью. В этом варианте выделяется несколько групп со значениями постоянства I—II. В пределах участков с каменистыми и каменисто-щебнистыми субстратами возрастает постоянство вида *Japewia tornoënsis*; для группы карбонатных субстратов характерны виды *Arctomia delicatula*, *Caloplaca cerina*, *C. tiroliensis*, *Candelariella vitellina*, *Megaspora verrucosa*. Для щебнисто-суглинистых полого-увалистых равнин характерны *Cladonia uncialis*, *Lopadium pezizoideum*, *Protopannaria pezizoides* (последний из этих видов имеет в то же время довольно высокое покрытие в зарослях кустарников *Salix lanata* subsp. *richardsonii*). Виды *Bryonora castanea* и *Catapyrenium cinereum* не проявляют явного предпочтения тому или иному типу экотопов.

Категория **II** — малоактивные виды — включает 89 таксонов и является наиболее многочисленной. В этой категории отсутствует вариант «а» — эвритопные или гемиэвритопные виды, осваивающие бóльшую часть экотопов. Выделено 2 варианта — «б» и «в» — различающиеся по числу таксонов. Вариант «б» включает 19 таксонов, из которых 13 проявляют явное предпочтение тому или иному типу экотопов или группе экологически близкородственных экотопов. Для щебнисто-суглинистых пологоувалистых равнин и шлейфов характерна *Pertusaria bryontha*. Большая группа видов (8) характерна для каменистых и каменисто-щебнистых субстратов: *Arctoparmelia centrifuga*, *Brodoa oroarctica*, *Cetraria nigricans*, *Melanelia stygia*, *Ophioparma ventosa* var. *lapponica*, *Pseudephebe pubescens*, *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria hyperborea*. Эти лишайники на поверхности каменных глыб, плитняке, иногда образуют плотные покровы с покрытием до 80—90 %. В то же время необходимо отметить, что образованию крупных (диаметром более 0.5 м)

слоевищ этих лишайников на о-ве Врангеля препятствует сильная раздробленность коренных пород — сланцев, известняков, очень часто разрушающихся до мелкой плитки. Преимущественно в гигроморфных местообитаниях встречается *Cladonia gracilis* subsp. *nigripes*. Сухие известняковые склоны характеризует группа из 3 видов: *Allocetraria madreporiformis*, *Rinodina roscida*, *Vulpicida tilesii*. Последняя группа варианта «б» — виды, предпочитающие щебнисто-суглинистые шлейфы, но при этом выходящие и на некоторые другие экотопы (участки пластового стока, места залеживания снега): *Arctocetraria andrejevii*, *Cladonia macroceras*, *Peltigera scabrosa*, *Pertusaria coriacea*, *P. panyrga*, *Stereocaulon arenarium*.

Подавляющая часть (70) малоактивных видов отнесена нами к варианту «в». Как правило, это гемистенотопные виды, характеризующиеся единичной встречаемостью и низким обилием. Ряд видов этой группы встречается на экологически близких экотопах. Так, виды *Caloplaca tetraspora*, *Cladina stygia*, *Cladonia chlorophaea*, *Peltigera lepidophora*, *Pertusaria geminipara* встречаются почти исключительно на щебнисто-суглинистых водораздельных равнинах; *Siphula ceratites* и *Cladonia scabriuscula* характерны для гигроморфных местообитаний, *Lecanora hagenii* var. *saxifragae* и *L. zosterae* встречены на карбонатном плитняке и мелкоземе на склонах сильно разрушенных известняковых увалов.

Категория **I** — неактивные виды — включает 57 таксонов. В ней преобладают виды, имеющие постоянство в интервале — 1—10 %. Выделяются 2 равновеликие подгруппы: одна из них — каменисто-щебнистых некарбонатных местообитаний (*Allantoparmelia alpicola*, *Arctoparmelia incurva*, *Asahinea chrysantha*, *A. scholanderi*, *Buellia epigaea*, *Cladonia subfurcata*, *Euopsis pulvinata*, *Lecidea alpestris*, *Melanelia panniformis*, *Parmelia fraudans*, *P. saxatilis*, *P. sulcata*, *Peltigera didactyla*, *Phaeophyscia nigricans*, *Sporastatia testudinea*, *Stereocaulon depressum*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. lyngei*), другая — моховых ковров на щебнисто-суглинистых субстратах (*Amandinea punctata*, *Brigantiaea fuscolutea*, *Cladonia acuminata*, *C. bellidiflora*, *C. cervicornis* subsp. *verticillata*, *C. furcata*, *Epilichen scabrosus*, *Icmadophila ericetorum*, *Lecanora geophila*, *Leprocaulon subalbicans*, *Mycobilimbia berengeriana*, *Nephroma arcticum*, *Pertusaria dactylina*, *Pilophorus robustus*,[2] *Polychidium muscicola*, *Sagiolechia rhexoblephara*, *Solorina saccata*, *Stereocaulon groenlandicum*). Значительно слабее представлена группа видов, встреченных на карбонатных субстратах (*Bacidia bagliettoana*, *Biatora* sp., *Buellia pulverulenta*, *Caloplaca celata*, *C. saxifragarum*, *Leptogium lichenoides*, *Polyblastia gelatinosa*, *Protoblastenia terricola*, *Solorina spongiosa*).

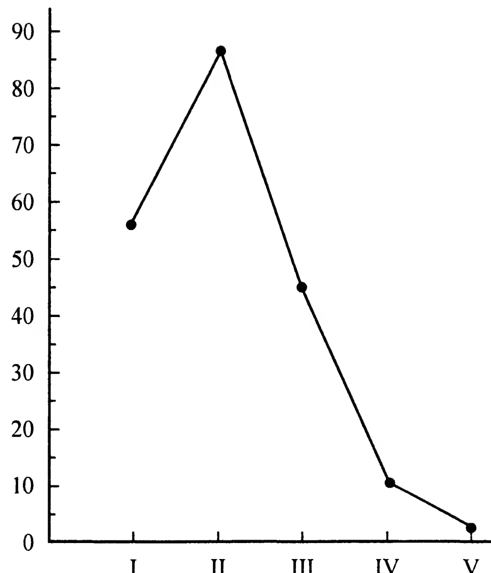
Представляется интересным сопоставить характер распределения лишайников о-ва Врангеля по градациям активности с таковыми из других районов Арктики. Однако отсутствие подобного материала вынуждает нас обратиться к данным по распределению видов сосудистых растений. Отметим, что такое сопоставление носит условный характер, поскольку определяется разными пороговыми уровнями, принятыми для той или иной градации активности отдельными исследователями. Сравнение соответствующих кривых для лишайников о-ва Врангеля и для сосудистых растений в разных подзонах Таймыра (Матвеева, 1998) и в северных гипоарктических тундрах Гыданского п-ова (Хитун, 2002) позволяет увидеть значительное сходство в «поведении» лишайников с таковым сосудистых растений в ти-

---

[2] Интересно отметить, что *Pilophorus robustus* на о-ве Врангеля чаще всего встречается в условиях холодного, влажного и ветреного климата востока острова; здесь его экологические особенности и ценотипическое положение полностью совпадают с теми, которые указываются для Шпицбергена (Elvebakk, 1984), где он также встречен в восточной части острова, флористически наиболее бедной, среди сообществ из *Dicranoweisia crispula*.

Рис. 2. Распределение видов лишайников по категориям активности.

По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — категории активности.



пичных тундрах (рис. 2). Общая черта, отличающая эти кривые, — резкое преобладание группы малоактивных видов при относительно невысоком числе среднеактивных.

Экологические группы видов. Вся дендрограмма (рис. 1) на уровне связи 0.56 распадается на 11 групп лихеноценотипов (общее число которых 21). Анализ каждой из этих групп показал, что объединяющими их факторами являются чаще всего экотопические. На уровне связи ниже 0.56 они объединяются в более крупные группы, которые в данной работе мы не анализируем. Процедура выявления экологических групп видов привела к выпадению полученных на дендрограмме 2 групп лихеноценотипов, не имеющих «собственных» или дифференцирующих видов. Таким образом, из первоначальных 11 осталось 9 групп лихеноценотипов, которые и послужили основой для выделения экологических групп видов. Кроме того, отдельно выделены группа видов с широкой экологической амплитудой и группа прочих видов (табл. 2). Для видов с широкой экологической амплитудой нами принят пороговый уровень — присутствие не менее чем в 7 экологических группах. Все остальные виды рассматриваются нами как прочие, поскольку не имеют предпочтения ни в одной группе. При описании экологических групп мы избегаем указания на принадлежность вида к той или иной экологической категории, принятой для сосудистых растений (мезофиты—гигрофиты, петрофиты—псаммофиты и т. д.). Одна из причин этого — довольно широкая экологическая амплитуда некоторых видов макролишайников. Что касается микролишайников, то указать их принадлежность к принятым категориям особенно трудно, так как они часто поселяются на других растениях, и их экология отличается от таковой макролишайников или сосудистых растений, которые значительно лучше отражают общие свойства экотопа.

А. Лишайники щебнисто-суглинистых субстратов с формирующимися на них осоково-моховыми, ивово-моховыми, дриадово-моховыми и моховыми тундрами: *Pertusaria bryontha*,[3] *P. geminipara*, *Sticta arctica*, *Caloplaca tetraspora*, *Cladonia chlorophaea*, *Peltigera lepidophora*, *Cladina stygia*. Эта группа видов характерна для типов экотопов 9, 19, 8, 5, 10 (табл. 2). Преобладают фракции суглинка и щебня, многократно переотложенные в процессе делювиального смыва, солифлюкционного оползания и образования пролювиальных наносов. Для типа 10 характерна и небольшая примесь гальки, формирующейся в поймах крупных рек. По характеру увлажнения преобладают мезоморфные (среднеувлажненные) экотопы, а по степе-

[3] Порядок перечисления видов в данном разделе соответствует порядку их расположения в табл. 2.

ни нивальности — среднезаснеженные. Характерны кислые субстраты (конечный материал разрушения некарбонатных горных пород, сильно выщелоченных в процессе их переотложения). Микролишайники группы приурочены ко мхам, что характерно для зональных лишайниково-моховых тундр.

Б. Группа (объединенная) лишайников каменисто-щебнистых и каменистых субстратов с преимущественным развитием на них лишайниковых и травяно-лишайниковых сообществ и разреженных группировок: *Bryocaulon divergens*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cladina arbuscula*, *Parmelia omphalodes* subsp. *glacialis*, *Pseudephebe minuscula*. В свою очередь эта группа подразделяется на 2 подгруппы.

Б1. Лишайники каменисто-щебнистых субстратов с формирующимися на них ивово-лишайниково-моховыми тундрами и разреженными разнотравными группировками: *Melanelia infumata*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Fuscopannaria viridescens*. Группа видов характерна для типов экотопов 2 и 3 с каменистыми и каменисто-щебнистыми субстратами, часто на движущейся осыпи. По характеру увлажнения преобладают ксероморфные и мезоксероморфные субстраты. Геохимическая среда слабокислая, формирующаяся в условиях разрушения метаморфических пород (кристаллические сланцы, кварциты, песчаники). Характерно полное сдувание снега (на склонах, падающих под углом до 45°) или его небольшое накопление в ложбинах полигонов на нагорных террасах. Отметим, что малое количество «собственных» видов указывается и для смешанных каменисто-щебнистых субстратов Саянской горной области (Седельникова, Седельников, 1979). Эти субстраты активно осваиваются группой видов с широкой экологической амплитудой (*Thamnolia vermicularis* var. *vermicularis*, *Flavocetraria cucullata* и др.).

Б2. Лишайники каменистых субстратов с лишайниковыми сообществами и разреженными группировками: *Umbilicaria proboscidea*, *Pseudephebe pubescens*, *Rhizocarpon geographicum*, *Cetraria nigricans*, *Sphaerophorus fragilis*, *Melanelia stygia*, *M. commixta*, *Ophioparma ventosa* var. *lapponica*, *Solorina crocea*, *Brodoa oroarctica*, *Arctoparmelia separata*, *Bryoria nitidula*, *Japewia tornoënsis*, *Umbilicaria hyperborea*, *U. rigida*, *Allantoparmelia alpicola*, *Arctoparmelia centrifuga*, *Melanelia hepatizon*, *Asahinea scholanderi*, *Lecidea alpestris*, *Lecanora polytropa*, *Stereocaulon botryosum*. Виды этой группы имеют оптимум в довольно узкой экологической амплитуде, характеризующей 1-й тип экотопа с каменистыми субстратами, часто это крупноглыбистый элювий вперемежку с мелкими камнями и щебнем. Характерно отсутствие коллювиальных процессов, хотя обычны солифлюкционные подвижки грунтов. По условиям увлажнения это сухие местообитания с атмосферным типом водного питания. Грунты, как правило, некарбонатные, формирующиеся на породах, аналогичных вышеприведенной группе. Господствуют ахионные условия: снег в течение всей зимы сдувается ураганными ветрами. В то же время на высотах 700—800 м, в условиях крайне жесткого климатического режима, под защитой крупных плит возможно скопление снега. В этом случае формируются микроэкотопы, где выпадает бóльшая часть перечисленных выше лишайников, а преобладают виды с широкой экологической амплитудой: *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Sphaerophorus fragilis*. В составе рассматриваемой группы господствуют макролишайники (77 %). Из 5 видов микролишайников 4 — эпилитные накипные (поселяются непосредственно на каменистом субстрате) и только 1 — *Japewia tornoënsis* — приурочен ко мхам. Экологический оптимум этого вида заслуживает особого внимания: при его обычной приуроченности к отмершим мхам (Elvebakk, Hertel, 1996) он тем не менее предпочитает не водораздельные равнины севера или северо-востока острова, где проективное покрытие мхами может достигать 60—70 %, а каменистые вершины, где мхи представлены

небольшими дерновинками *Racomitrium lanuginosum* в расселинах между плитняком или щеточками *Polytrichastrum alpinum* на щебне. При относительно узкой экологической амплитуде видов этой группы они характеризуются в целом наивысшими значениями покрытия среди всех лишайников о-ва Врангеля (*Umbilicaria proboscidea* — до 60—70 %).

В. Группа лишайников гигроморфных местообитаний (ложбин стока) с формирующимися на них травяно-моховыми минеральными болотцами: *Lobaria linita*, *Cladonia gracilis* s. str., *C. gracilis* subsp. *nigripes*, *Siphula ceratites*, *Cladonia scabriuscula.* Эта группа видов характерна для 3 типов экотопов: 11, 12 и 13. Местообитания характеризуются довольно широкой амплитудой литологических свойств субстрата (суглинистые, суглинисто-щебнистые, щебнистые). По характеру увлажнения преобладают гигро- и гидроморфные экотопы (ложбины стока, западины и депрессии с водой). Выпадает из этого ряда тип 11, где нижние части водоразделов находятся в условиях переменного увлажнения. Реакция среды слабокислая или нейтральная, а по условиям заснеженности это мезо- и макрохионные экотопы. Обращает на себя внимание несколько различающийся диапазон экологической амплитуды между, например, такими видами, как *Lobaria linita* и *Siphula ceratites.* Первый из этих видов — гемиэвритопный, характерный, в частности, для щебнисто-суглинистых субстратов плакоров о-ва Врангеля. *Siphula ceratites* — гемистенотопный вид, имеющий крайне невысокие значения постоянства (I) на «своих» экотопах, что, по-видимому, свидетельствует об ослаблении позиций этого вида по сравнению с южнее расположенными подзонами тундровой зоны.

Г. Группа лишайников нивальных местообитаний (мест долгого лежания снега) с формирующимися на них травяно-лишайниковыми сообществами: *Cetrariella delisei*, *Cladonia stricta*, *Umbilicaria torrefacta.* Группа характерна для одного типа экотопа — 20, с широким варьированием литологической составляющей субстрата, умеренным увлажнением, нейтральной или субнейтральной реакцией среды и условиями макро- и мегахионности. *Cetrariella delisei* является гемиэвритопом, но на нивальных экотопах дает резкий «всплеск» значения покрытия; в ряде случаев латки этого лишайника образуют сплошные ковры. Схожее поведение *Cetrariella delisei* имеет и в другом типе экотопа — 19, характеризующегося макрохионными условиями, но по признаку сходства флористического состава, принадлежащего к группе щебнисто-суглинистых субстратов (I).

Д. Группа лишайников, имеющих оптимум на суглинистых субстратах, где представлены травянистые сообщества и несомкнутые заросли ив: *Psoroma hypnorum*, *Nephroma expallidum.* Эти виды характерны для типов экотопов 7 и 6, где преобладают суглинистые, сухие, умеренно заснеженные, а по химическому составу — нейтральные или субнейтральные субстраты. Степень предпочтения этими видами данных типов экотопов в целом невысока. *Nephroma expallidum* в лихеноценотипе 6 имеет несколько бóльшую степень постоянства по сравнению с другими (III—II).

Е. Группа лишайников пойменных террас с зарослями кустарников: *Peltigera aphthosa*, *Cladonia pocillum.* Группа характерна для одного типа экотопа — 21. При широком варьировании литологического состава, субнейтральной или слабощелочной реакции среды для этого типа характерно слабопроточное увлажнение при паводковом режиме (результат зимнего снеготаяния) и мезо-макрохионный режим заснеженности. При довольно большом количестве видов, выходящих на пойменные террасы, здесь крайне мало видов с узкой экологической амплитудой. Отсутствие специфических лишайников в поймах отмечают также И. И. Макарова и А. Е. Катенин (1990).

Ж. Группа лишайников внепойменных карбонатных субстратов с представленными на них различными типами дриадовых и ивово-моховых тундр: *Caloplaca cerina*, *Megaspora verrucosa*, *Rinodina roscida*, *Vulpicida tilesii*, *Polyblastia sendtneri*, *Allocetraria madreporiformis*, *Lecanora hagenii* var. *saxifragae*, *L. zosterae*, *Biatora* sp., *Caloplaca saxifragarum*, *C. celata*. Эта группа объединяет 2 типа экотопов — 14 и 16, где характер субстратов изменяется от каменисто-щебнистых до щебнисто-суглинистых, а степень увлажнения — от сухих до умеренно увлажненных. По геохимическому составу местообитания относятся к карбонатным. Степень заснеженности охватывает спектр экотопов от олигохионных до макрохионных. Бо́льшая часть микролишайников этой группы селится на мхах и остатках сосудистых растений.

З. Группа лишайников щебнистых склонов южных экспозиций с травянистыми сообществами и группировками: *Leptogium gelatinosum*, *Agonimia tristicula*. Группа характерна для одного типа экотопа — 4. Преобладают сухие каменисто-щебнистые субстраты, по реакции среды варьирующие от слабощелочных до слабонейтральных. При невысокой норме снегонакопления (9—15 см) снег сходит довольно быстро и поверхность грунта оказывается в условиях повышенной инсоляции. Указанные 2 вида лишайников приурочены или ко мхам, характерным для сухих щебнистых субстратов, или к участкам с мелко раздробленной сланцевой плиткой.

И. Группа лишайников карбонатных пойменных субстратов с ивово-дриадовыми куртинными тундрами: *Physconia muscigena*, *Lecanora epibryon*. Группа характерна для одного типа экотопа — 15. Преобладают суглинисто-щебнистые субстраты на высоких речных террасах, частично вышедших из режима поемности. Характерна щелочная реакция среды (карбонатные наносы) и малоснежность местообитания.

К. Группа лишайников с широкой экологической амплитудой: *Thamnolia vermicularis* var. *vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetraria islandica*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis*, *Cladonia pyxidata*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria islandica* subsp. *crispiformis*, *Ochrolechia inaequatula*, *Cladonia coccifera*, *Stereocaulon rivulorum*, *Rinodina turfacea*, *Sphaerophorus globosus*, *Dactylina ramulosa*, *Lepraria neglecta*, *Cetrariella fastigiata*. Эта группа видов не имеет предпочтения в выборе того или иного типа местообитания: все виды по признаку широты экологической амплитуды относятся к категории эвритопов и гемиэвритопов.

Не вошли в какие-либо экологические группы видов лихеноценотипы 17 и 18 (табл. 2), не имеющие видов, дифференцирующих соответствующие им экотопы. Лихеноценотип 17 занимает ложбины водоразделов на карбонатных наносах; для него характерны усредненные значения параметров среды внутри всего спектра карбонатных экотопов. Вследствие этого здесь отсутствуют специфические виды, более характерные для полюсов тех или иных экологических осей. Лихеноценотип 18, приуроченный к гемиивальным экотопам с дриадово-кассиоповыми тундрами, не является специфическим и для сосудистых растений, что отмечено Б. А. Юрцевым (1994).

Все остальные виды — довольно большая группа (107, или 53 % от всего состава лихеноценотипов) — отнесены нами к категории прочих. В этой категории представлены виды, осваивающие менее 7 групп типов экотопов. Только *Parmelia omphalodes* является гемиэвритопным видом; остальные относятся к гемистенотопным и стенотопным. Следует отметить, что часть гемистенотопных видов предпочитают щебнисто-суглинистые субстраты, на которых формируются зональные и близкие к ним типы тундр. Однако для подавляющего большинства видов этой

группы довольно трудно указать определенное предпочтение тому или иному типу экотопов. Многие виды этой группы встречаются почти исключительно на органическом субстрате: остатках сосудистых растений (*Arctomia delicatula*, *Bryonora castanea*, *Caloplaca ammiospila*, *C. tiroliensis*, *Gyalecta foveolaris*, *Lopadium pezizoideum*, *Pertusaria coriacea*, *Rinodina olivaceobrunnea*) и особенно на мхах (в том числе отмерших) — *Buellia insignis*, *B. papillata*, *Catapyrenium cinereum*, *Fuscopannaria praetermissa*, *Lecanora leptacinella*, *Lecidella wulfenii*, *Leciophysma finmarkicum*, *Lopadium coralloideum*, *Micarea incrassata*, *Mycobilimbia lobulata*, *Ochrolechia grimmiae*, *Pertusaria glomerata*, *P. panyrga*, *Placyntium nigrum*, *Toninia squalida.* Поселение лишайников этой группы на органическом субстрате является причиной того, что эти виды не отражают всех экологических параметров местообитания и соответственно не проявляют предпочтения тем или иным экотопам. В то же время «вхождение» ряда видов лишайников, приуроченных к органическому субстрату (*Pertusaria bryontha*, *P. geminipara*, *Caloplaca tetraspora*, *Lecidea alpestris*, *Lecanora hagenii* var. *saxifragae*, *L. zosterae* и др.), в экологические группы связано, по-видимому, с тем, что в соответствующих экотопах эти виды лишайников предпочитают те виды сосудистых растений или мхов, которые в свою очередь являются экологически яркими индикаторами. Нами отмечены факты частой приуроченности некоторых из видов микролишайников к стволикам дриад, а также к стеблям и розеткам листьев некоторых камнеломок.

Многие лишайники поселяются и на минеральных субстратах, не свойственных данному экотопу. Так, на отдельно лежащих на суглинистых шлейфах известняковых глыбах или сланцевых плитах, «оторвавшихся» от участков сплошных каменных потоков, очень часто можно обнаружить виды, обычные для каменистых субстратов, но совершенно не присущие суглинкам, на которых формируются пятнистые моховые тундры.

Произрастание лишайников на субстратах, в целом не свойственных экотопам, на которых формируются растительные сообщества, можно рассматривать как фактор случайности заселения такими лишайниками соответствующих экотопов. Этот фактор и способствует существенному пополнению группы «прочих видов».

Отмеченное выше обстоятельство, а именно довольно опосредованная связь ряда лишайников (чаще всего — микролишайников) с параметрами экотопов, позволяет сделать вывод, что отнесение к экологическим группам менее половины таксонов (47 %) лихеноценотипов — ситуация обычная в том случае, если лишайники рассматриваются как индикаторы экотопов, являющихся абиотической основой формирования тундровых ценозов.

Видовое богатство лихеноценотипов. Общий характер распределения лихеноценотипов по градиенту видового богатства отражен на гистограмме (рис. 3). Наиболее богатый в видовом отношении (80 видов) — лихеноценотип (9) щебнисто-суглинистых равнин, в основном представленный в северной и северо-восточной частях о-ва Врангеля. При довольно жестких климатических условиях здесь решающее значение для «всплеска» видового богатства лишайников имеют незначительное задернение субстрата, небольшая толщина мохового ковра и низкое разнообразие сосудистых растений. На противоположном полюсе оси видового богатства — лихеноценотип (21) речных пойм центральной части острова с зарослями ив *Salix lanata* subsp. *richardsonii* (14 видов). Невысокий уровень видового разнообразия в этом типе отчасти объясняется поемным режимом местообитания, но главным образом, затеняющим эффектом полога кустарников, способствующим разрастанию мохового ковра. Изменение уровня видового разнообразия в пределах оси,

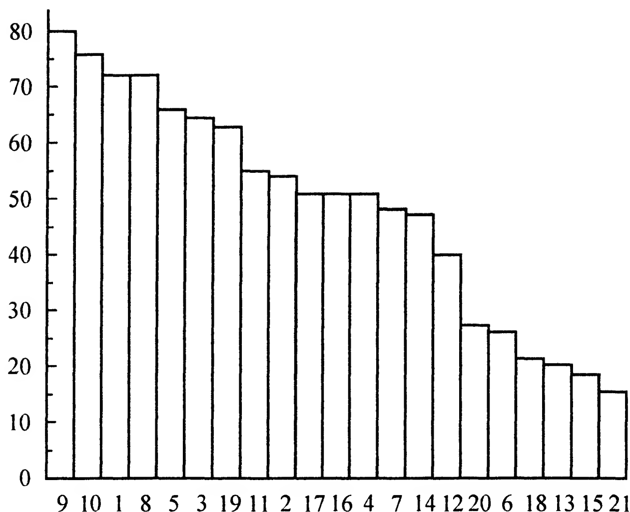


Рис. 3. Общий ряд лихеноценотипов по градиенту видового богатства.
Здесь и на рис. 4: по оси ординат — число видов; по оси абсцисс — номера лихеноценотипов.

полюса которой обозначены выше, носит скачкообразный характер (на диаграмме это проявляется в наличии нескольких ступеней, каждая из которых образована группой лихеноценотипов со сходным уровнем видового разнообразия). Выделяется по меньшей мере 10 ступеней (рис. 3), в которых сходное видовое разнообразие имеют лихеноценотипы, экологически разнокачественные. Так, на уровне видового богатства, составляющем 72 таксона, «соседствуют» лихеноценотипы каменистых вершин (1) и щебнисто-суглинистых водораздельных увалов (8). Ступень, соответствующую уровню 51 вид, образуют лихеноценотипы нивальных ложбин на карбонатных субстратах, водораздельных равнин и сухих щебнистых склонов южной экспозиции (соответственно типы 17, 16, 4).

В результате разбиения общего ряда лихеноценотипов, ранжированного по градиенту видового богатства, нами получены новые группы лихеноценотипов (частные ряды) по их отношению к характеру субстрата. Ряд А — каменисто-щебнистых, Б — щебнисто-суглинистых, В — суглинистых, Г — карбонатных субстратов (рис. 4). Из рассмотрения исключены 3 лихеноценотипа, которые не представляются возможным сгруппировать между собой или ввести в состав других групп, поскольку ведущим фактором среды в экотопах является другой, нежели особенности субстрата. Это следующие типы экотопов: 21 — пойм рек (хорошо выражен поемный режим), 20 и 18 — с длительно лежащим снежным покровом. Ниже рассмотрим, как происходит уменьшение видового разнообразия в полученных рядах и какие градиенты среды этому соответствуют.

В ряду А — лихеноценотипов каменисто-щебнистых субстратов — происходит умеренное по интенсивности уменьшение числа видов (от 72 до 54). «Сброс» количества видов идет в такой последовательности: каменистые вершины и плато → нагорные террасы → крутые склоны с подвижными осыпями. Первая существенная особенность среды в этой группе — увеличение подвижности субстрата (основной фактор) (от типов 1 и 3 к типу 2), из чего следует, что лишайники предпочитают более закрепленные субстраты подвижным. Вторая особенность — увеличение дисперсности субстрата или уменьшение размера обломков от глыб к щебню и резкое уменьшение «разнокалиберности» обломков (1 → 3 + 2). Наибольшее число видов

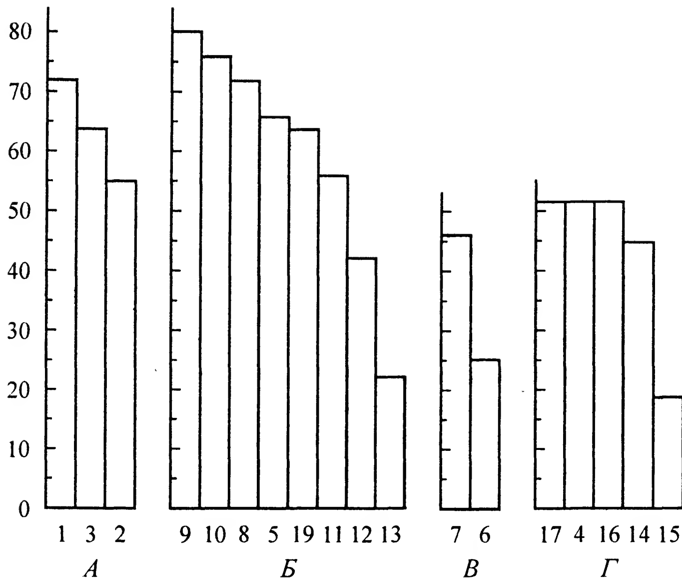


Рис. 4. Частные ряды лихеноценотипов по градиенту видового богатства.

Буквами обозначены группы лихеноценотипов: *А* — каменисто-щебнистых, *Б* — щебнисто-суглинистых, *В* — суглинистых, *Г* — карбонатных субстратов.

сосредоточено на участках с наибольшей площадью крупных каменистых поверхностей (преобладают эпилитные лишайники), кроме того, в расселинах между плитняком, на скоплениях щебня (полигонах и «котлах» — участках «раздвигания» плитняка).

В ряду Б — наиболее крупном по количеству типов экотопов (8) — наиболее ярко выражен градиент видового богатства, краевые значения которого соответствуют уровням 80 и 20 видов. Последовательность экотопов, соответствующая уменьшению видового разнообразия, следующая: водораздельные увалы северной части острова (9) → террасы крупных рек (10) → водораздельные увалы центральной и южной частей острова (8) → возвышенные части суглинисто-щебнистых шлейфов (5) → места залеживания снега в нижних частях склонов (19) → нижние части водоразделов крайнего северо-востока острова (11) → влажные шлейфы (12) → ложбины стока (13). Для всей этой совокупности отсутствует единый экологический градиент, тем более что во всех экотопах группы состав грунтов более или менее сходен (господствуют щебнисто-суглинистые). Но эту совокупность можно разбить на 2 группы — 9 + 10 + 8 + 5 + 19 и 11 + 12 + 13 и в этом случае сразу становится очевидным господствующий градиент среды — усиление степени увлажненности субстрата.

Для ряда В характерен резкий градиент числа видов лишайников: 47 → 25. Оба лихеноценотипа формируются на суглинистых субстратах. Существенный экологический градиент в ряду экотопов с данными лихеноценотипами — суглинистые водоразделы северной приморской равнины (7) → суглинистые водоразделы внутренней части острова (6) — проявляется в норме теплообеспеченности, которая значительно возрастает к центру острова, где господствуют экотопы типа 6. Усиление этого фактора приводит к возникновению в центре острова зарослей кустарниковых ив (*Salix glauca* subsp. *glauca*), образующих на некоторых участках сомкнутый полог. Сильная затененность поверхности грунта на этих участках спо-

собствует образованию довольно плотного мохового ковра, который и является существенным препятствием для развития лишайников. Отметим, что затененность и конкуренция со стороны мхов рассматриваются А. В. Домбровской (1963) как существенный фактор ограничения видового богатства напочвенного лишайникового покрова.

В ряду Г — лихеноценотипов карбонатных субстратов — общий градиент уменьшения видового богатства находится в диапазоне 51—19 видов. Уровень видового разнообразия в 51 вид характерен для нивальных депрессий на карбонатных субстратах (17), щебнистых склонов южных экспозиций (4), щебнисто-суглинистых водоразделов на карбонатных породах (16). Далее с небольшой ступенью (51—46 видов) происходит переход к лихеноценотипу 14 — сухих склонов сильно разрушенных известняковых увалов. Уменьшение числа видов в типе 14 можно объяснить возрастанием подвижности субстрата. Площадь участков с оголенными грунтами в этом типе может доходить до 85—95 %, что тем не менее не приводит к увеличению числа видов лишайников. Это связано с тем, что поверхность склонов сложена медленно движущимся известняковым плитняком при почти полном отсутствии мелкозема. Последний отрезок градиента видового богатства — резкий «сброс» последнего (46 → 19 видов) при переходе к террасам крупных рек, сложенных карбонатными отложениями (тип 15), причиной чего является режим поемности.

Таким образом, рассмотрение градиентов видового разнообразия в частных рядах лихеноценотипов привело нас к заключению, что главными факторами, лимитирующими этот показатель, являются: высокая степень подвижности субстрата, тонкодисперсный состав грунтов (этот градиент среды «работает» только на небольшой части общего градиента), конкуренция со стороны мхов, высокая степень увлажнения грунтов и поемный режим местообитания.

Обсуждение и выводы

Выявление в ступенях активности **II**, **III** и **IV** вариантов, определяемых соотношением широты экологической амплитуды, с одной стороны, и постоянством и обилием видов — с другой, позволило наметить основные способы освоения лишайниками ландшафтов о-ва Врангеля. Общее соотношение таксонов по вариантам «а», «б», «в» в трех вышеуказанных ступенях активности следующее: 24 таксона — в варианте «а», 36 — в варианте «б» и 81 — в варианте «в». При этом, если в состав варианта «а» ввести также и 5 таксонов, относящихся к высшей категории активности (V) и являющихся эвритопными, то общая сумма таксонов, относящихся к варианту «а», составит 29. Таким образом, в этой выборке, включающей особо активные, высокоактивные, среднеактивные и малоактивные виды, абсолютное преобладание имеют виды варианта «в». В оставшихся двух вариантах «перевес» имеют виды варианта «б», для которого характерно закрепление лишайников на одной или нескольких экологически близкородственных группах экотопов с одновременным увеличением значений постоянства и обилия. Виды варианта «а», являющиеся эвритопными и гемиэвритопными, оказываются в явном меньшинстве. На их долю приходится всего 33 таксона, или 16 % видового состава лихеноценотипов. При этом собственно эвритопных, т. е. видов с исключительно широкой амплитудой, — всего 11. Нужно сказать, что в группе эвритопных большую роль играют виды, активные и в других подзонах тундровой зоны. Несколько видов являются полизональными, к которым, согласно Н. В. Матвеевой (1998), относятся

Cetraria islandica и *Cladonia pyxidata*. По всей видимости, из состава эвритопных к таким видам можно также отнести *Thamnolia vermicularis* var. *vermicularis*, *Dactylina arctica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Ochrolechia frigida*, довольно активные в других подзонах тундровой зоны. Ниже рассмотрим возможные причины существующего в настоящее время соотношения в лихеноценотипах о-ва Врангеля видов групп «а» и «б», т. е. видов, в наибольшей степени «преуспевших» в освоении этой арктической территории.

Известно, что ряд авторов (Матвеева, Чернов, 1979; Матвеева, 1998), рассматривая особенности экотопического распределения биоты в подзоне арктических тундр, полагают, что в этих тундрах происходит ослабление биотопических привязанностей видов, в результате чего последние получают возможность освоения гораздо большего спектра экотопов, чем в типичных тундрах. По мнению М. С. Стишова (2004), расширение экологической амплитуды вида в арктических тундрах является не следствием ослабления биотопических привязанностей вида, а результатом конвергенции условий обитания организмов на разных экотопах в жестких условиях арктических тундр. Этот автор полагает, что один из факторов «растекания» видов по большому спектру экотопов арктических тундр о-ва Врангеля — отсутствие сплошного растительного покрова и высокая доля в ландшафтах острова оголенных грунтов. Действительно, по нашей оценке (Холод, 1986), сделанной для южной приморской равнины (окрестности бухты Сомнительной), доля оголенных грунтов составляет не менее 60 %. Кроме того, по сравнению с типичными тундрами Чукотки здесь уменьшается роль мхов: моховая подушка истончается и в некоторых случаях отмирает. Все это в целом является благоприятным фактором для развития лишайников и особенно микролишайников, формирующих первичное слоевище на поверхности почвы или на отмерших моховых дерновинах. Из состава групп эвритопных и гемиэвритопных видов к таким лишайникам относятся *Ochrolechia frigida*, *O. inaequatula*, *Cladonia pyxidata*, *C. coccifera*, *Lapraria neglecta*. Более того необходимо учитывать, что лишайники, как и другие споровые, в подзоне арктических тундр обладают большей толерантностью к нарастающей суровости климата по сравнению с сосудистыми растениями (Матвеева, 1998). Казалось бы, все эти обстоятельства должны способствовать значительному увеличению доли эвритопных и гемиэвритопных видов. Однако существующая картина экотопического распределения лишайников показывает обратное. Крайне невысокая доля видов лишайников с широкой экологической амплитудой на о-ве Врангеля заставляет предположить, что такая ситуация определяется не только современными особенностями абиотической среды, но и некоторыми другими факторами.

Рассмотрим, как выглядит ситуация с распределением лишайников на другом «полюсе» градиента широты экологической амплитуды. Здесь сосредоточена подавляющая часть лишайников — 169 таксонов, или 84 % от общего состава лихеноценотипов. В целом это довольно разнородная группа по признаку соотношения широты экологической амплитуды вида, постоянства и обилия, т. е. составных параметров интегрального показателя активности вида. Все эти виды принадлежат к вариантам «б» и «в», для которых в целом характерно некоторое уменьшение широты экологической амплитуды входящих в них видов. Кроме того, внутри многих экологических групп виды этих вариантов имеют несходную широту экологической амплитуды. Возможно, что это следствие того, что эти виды находятся в разных частях своего ареала, например, в центре (оптимуме) или на периферии и, что очень существенно, имеют довольно сложную историю сосуществования в плейстоцен-голоценовое время. Кроме того, важная особенность всего комплекса видов

с относительно узкой экологической амплитудой — это некоторый «перевес» видов гемистенотопных над стенотопными. Подавляющая часть стенотопных видов относится к категории активности **I** и присутствие этих видов на том или ином экотопе во многом определяется фактором случайности. Среди экологических групп выделяется только 1, в которой виды имеют относительно узкую и более или менее сходную экологическую амплитуду: это виды щебнисто-суглинистых местообитаний (**А**), к которым относятся и плакоры. Однако посмотрим, чем определяется «подбор» участников этой экологической группы. По меньшей мере 4 вида из 7 этой группы приурочены ко мхам (см. выше), а это значит, что условия абиотической среды в наименьшей степени определяют видовой состав этой группы. Более или менее узкую амплитуду имеют еще только виды группы каменисто-щебнистых (**Б1**) и щебнистых склонов южных экспозиций (**З**). Виды большинства оставшихся групп часто встречаются в других экотопах, довольно близких по своим параметрам к «исходному». В этом проявляется способность видов арктических тундр «выходить» из экотопов, являющихся часто единственными убежищами этих видов в более южных подзонах тундровой зоны. Такая закономерность подмечена довольно давно и для сосудистых растений. Так, кустарничек *Salix polaris* в типичных тундрах Чукотки, а также в центральных и южных частях о-ва Врангеля, строго приуроченный к нивальным местообитаниям, на северной приморской равнине острова активно осваивает пологие водораздельные увалы, т. е. занимает плакорные позиции (сообщества на таких водораздельных увалах востока острова с участием *Salix polaris* описаны еще Б. Н. Городковым (1958), а затем В. В. Петровским (1985)). То же самое характерно и для ряда лишайников. *Cetrariella delisei*, в типичных тундрах приуроченная исключительно к нивальным местообитаниям, причем в условиях особенно длительного залегания снега, на о-ве Врангеля активно выходит на суглинисто-щебнистые водораздельные увалы и входит в состав ряда зональных типов тундр. *Lepraria neglecta*, который для южных тундр Гренландии (подзона южных кустарниковых тундр) отмечен как вид преимущественно нивальных местообитаний (Daniëls, 1982), на о-ве Врангеля с одинаковой степенью постоянства (I) встречается на суглинисто-щебнистых, суглинистых, щебнистых склонах южных экспозиций и пойменных экотопах. При этом, что весьма существенно, такие виды осваивают далеко не все имеющиеся экотопы, а только их небольшую часть, часто — небольшой набор экотопов, экологически близкородственных «исходному». Показателем относительного расширения экологической амплитуды видов в арктических тундрах является то, что в экологической группе «**А**», дифференцирующей в основном лихеноценотипы плакорных позиций, принимает участие и лихеноценотип мест залеживания снега (19). Кроме того, о таком расширении экологической амплитуды говорит и сам факт наличия такой «смешанной» экологической группы, как «**Б**» — каменисто-щебнистых и каменистых субстратов.

Преобладание в «активной» части (т. е. принадлежащих к категориям активности от **V** до **II**) лихеноценотипов видов варианта «б» (относительно видов варианта «а») мы объясняем историей заселения и переживания лишайниками экстремальных климатических эпох. Нам представляется, что отмеченная нами диспропорция в соотношении вариантов категорий активности видов с той или иной широтой экологической амплитуды может быть объяснена при привлечении ряда фактов развития территории о-ва Врангеля в плейстоцен-голоценовое время.

Отметим, что для этой арктической территории характерна исключительно высокая степень экотопической дифференциации. Такая дифференциация, которая во многом определяется большим разнообразием типов рельефа и генетических

типов четвертичных отложений (Стишов и др., 1986; Оганесян, Сусекова, 1994), является существенным моментом для флоро- и эколого-генетических построений. Б. А. Юрцев (1987) разнообразие экотопов рассматривает как одно из наиболее существенных условий сохранения богатой флоры сосудистых растений острова в эпохи похолодания и морских трансгрессий («остров-ковчег»). Отметим и точку зрения А. Н. Окснера (1974), полагавшего, что богатство флоры лишайников Чукотки («чукотского типа», в состав которого, по-видимому, можно включать и о-в Врангеля),[4] явилось результатом отсутствия оледенения и фактора «глубоко рассеченной» горной страны.

В соответствии с воззрениями ряда геологов, работавших на о-ве Врангеля, эта территория не испытывала в плейстоценовое время сплошного (покровного) оледенения. В то же время, судя по результатам ряда исследований, в зырянское и сартанское время на острове довольно активно проявлялось горно-долинное оледенение. В частности, М. Т. Кирюшина (1965) полагает, что в начале сартанского времени оледенение достигло довольно крупных размеров, так что языки ряда долинных ледников доходили до берега моря. Существенный интерес для наших построений представляет последний этап кайнозоя, наступивший с окончанием оледенений — голоцен. Именно в это время формируется растительность современного типа, вычленяются участки реликтовой растительности, характеризующие различные климатические фазы этого периода (а также времени последнего оледенения). Отметим, что в соответствии с воззрениями вышеупомянутого автора в это время происходит подъем некоторых частей острова, в частности приморских равнин.

Можно высказать предположение, что существующая в настоящее время экотопическая структура сложилась в общих чертах к концу плейстоценового времени. В это же время произошла и экотопическая специализация видов и соответственно выработка комплексов видов, вошедших в состав тех или иных сообществ арктической растительности. По-видимому, наиболее устойчивые комплексы видов лишайников сформировались в это время в горной части острова. Эта часть острова ни в последний межстадиал (каргинское время), ни в голоцене не заливалась морем и представляла собой консолидированную сушу. Потепление голоценового времени и некоторое смягчение климатических условий не вызывало «растекания» видов сформировавшихся комплексов по большому спектру экотопов. Вероятно, в эпохи потепления имело место только небольшое расширение экологической амплитуды видов за счет освоения экологически близких типов экотопов. Такому процессу могла способствовать активизация процессов физического выветривания с интенсивным разрушением первичного элювиального материала и активным формированием щебнистой коллювиально-делювиальной фракции, иногда — с существенной примесью суглинка (последний процесс протекал при активной роли солифлюкции). Результат такого расширения экологической амплитуды видов каменистых субстратов мы наблюдаем в настоящее время на о-ве Врангеля. Так, многие виды собственно каменистых местообитаний обычны и в группе каменисто-щебнистых (*Umbilicaria proboscidea*, *Pseudephebe pubescens*, *Cetraria nigricans*, *Sphaerophorus fragilis*, *Melanelia commixta*). Характерные виды объединенной группы каменистых и каменисто-щебнистых субстратов — *Bryocaulon di-*

[4] В данной работе не обсуждается вопрос об уровне видового богатства всей лихенофлоры острова. Отнесение лихенофлоры о-ва Врангеля к «чукотскому типу» А. Н. Окснера — предварительное, поскольку не основано на сопоставлении уровней видового богатства лишайников Чукотки и о-ва Врангеля в целом.

vergens, *Alectoria nigricans*, *Cladina arbuscula*[5] — активно выходят на суглинисто-щебнистые.

Суглинисто-щебнистые местообитания явились своего рода «плацдармом» для освоения субстратов с более тонкодисперсным составом в первую очередь суглинистых. Этими последними (с примесью щебня) и даже глинистыми (криопелиты) отложениями сложены в настоящее время приморские равнины о-ва Врангеля. Если принять вышеуказанную точку зрения о «выходе» ледников в сартанское время на участки приморских равнин, а также о возможном подъеме краевых частей этих равнин и, вероятно, выходе их из-под поверхности моря, то мы можем предположить, что на острове Врангеля в течение голоценового времени неоднократно возникали первично оголенные грунты, которые представляли арену для их освоения растительностью. В этих условиях наибольшее влияние на заселение вновь освободившихся территорий играла растительность экотопов, расположенных в верхних частях приморских равнин, примыкающих к горным склонам. На этих экотопах преобладает щебнистая фракция с примесью мелкозема. Комплексы видов лишайников, которые сформировались на этих участках, явились основным банком видов, сыгравшим главную роль при заселении освободившихся территорий. Виды этих экотопов, расселяясь на свободные участки приморских низменностей, безусловно, расширяли свою экологическую амплитуду. В частности, прослеживается некоторое расширение экологической амплитуды видов, характерных преимущественно для щебнистых грунтов, на участки с суглинистыми грунтами. Такую амплитуду имеют, например, виды *Psoroma hypnorum*, *Fuscopannaria viridescens*, *Bryoria nitidula*.

Об активном процессе заселения лишайниками первично свободных территорий говорят и вышеприведенные факты видового разнообразия лихеноценотипов. Максимальное число видов (80) характерно для лихеноценотипов равнинных территорий и в первую очередь щебнисто-суглинистых экотопов северной приморской равнины, на которых формируются зональные типы тундр. Видовое богатство южных приморских равнин (72 таксона) — на третьем месте. По существу приморские равнины острова — лидирующие по видовому разнообразию лихеноценотипов. Безусловно, существенный фактор такого богатства — молодость этой территории, на которой еще не закончился процесс окончательного формирования растительных сообществ и соответственно комплексов лишайников. В то же время для северной приморской равнины острова — Тундры Академии — необходимо отметить исключительно высокую роль термокарстового процесса и дефляции в формировании поверхности грунтов. На роль этих процессов обратил внимание Б. Н. Городков во время посещения острова в 1938 г. По мнению этого автора (Городков, 1958), в Тундре Академии постоянно происходит процесс образования вновь оголенных грунтов, которые служат исходной для формирования сообществ арктического типа, часто — с большой ролью лишайников. Развитие этих сообществ и их постепенная трансформация в сообщества тундрового или тундрово-болотного типа ведет к усилению роли мхов, вытесняющих основную массу лишайников. Впоследствии моховые тундры подвергаются интенсивной дефляции, в результате чего слой мхов часто сдирается и образуются участки оголенного грунта. Таким образом, в соответствии с этой точкой зрения, оголенные грунты — это не столько свидетельство молодости территории, а своеобразное проявление динамики расти-

[5] Этот вид постоянно встречается на щебнистых местообитаниях, хотя и в небольших количествах. Причина этого, видимо, в том, что этот лишайник больше заметен в щебнистых тундрах на фоне его почти полного отсутствия в зональных травяно-моховых тундрах. Последнее обстоятельство — следствие неумеренного выпаса оленей в течение последних 30—40 лет.

тельности. Такие оголенные грунты — вполне подходящий субстрат для заселения их разными группами лишайников. В первое время после образования этих участков грунтов большую роль в формировании первичных группировок играет фактор случайности заноса спор тех или иных видов лишайников.[6] Скорее всего, именно поэтому видовой состав лишайниковых группировок таких участков характеризуется довольно высоким богатством. Позже в процессе «сживания» видов (сингенез: по В. Н. Сукачеву) количество видов лишайников уменьшается: такой процесс усиливается, когда формируется моховая дерновина.

Относительно высокое видовое богатство лихеноценотипа каменистых субстратов (72 таксона), по-видимому, не связано с историческими причинами. Образование крупноглыбистого элювия протекало на острове, вероятно, как в эпохи похолоданий, так и в эпохи потеплений. Здесь и в настоящее время продолжают формироваться сообщества лишайников на крупных сколах сланцевых глыб, среднем и мелком плитняке, на многочисленных щебнисто-каменистых террасах. Экологическая группа лишайников этих экотопов формируется в условиях крайне экстремальных даже для о-ва Врангеля (преобладание процессов физического выветривания). Только такой экстремальностью можно объяснить довольно резкое сужение и ярко выраженный оптимум экологической амплитуды группы видов лишайников каменистых субстратов. По-видимому, этим же можно объяснить и относительно высокое (на фоне всех остальных групп) видовое разнообразие (11 таксонов) экологической группы лишайников карбонатных внепойменных субстратов. На горных вершинах и склонах, где формируются эти экологические группы, постоянно происходят процессы элювиирования, при этом свежий крупно- и среднеобломочный материал постоянно скатывается и сползает вниз по склонам, образуя сплошные коллювиальные «плащи». В этих условиях сильно замедлен или полностью приостановлен процесс образования мелкоземистой фракции, а во многих случаях — даже и щебня. Как следствие, виды каменистых субстратов не имеют возможности осваивать соседние щебнистые или суглинисто-щебнистые субстраты, как это имеет место на периферии горной системы, где каменные потоки и осыпи стабилизируются, и поэтому идет активный процесс формирования щебнистой фракции. Именно поэтому на этих экотопах «сохраняются» довольно узкие экологические амплитуды видов.

Все остальные экологические группы маловидовые, что связано с историческим процессом расширения экологической амплитуды видов, происходящей в пределах экологически близких местообитаний. Этот процесс приводит к тому, что экологический оптимум вида оказывается «размытым» (вершины кривых, характеризующих распределение признака вида по градиенту фактора, оказываются «срезанными»: Ипатов, Кирикова, 1997), в результате чего видов, имеющих явно выраженное предпочтение в том или ином типе экотопов, оказывается крайне мало.

Таким образом, проведенный анализ показал высокую долю в составе изученных лихеноценотипов гемистенотопных и крайне малую долю эвритопных видов. Такое соотношение видов определяется резкой экотопической дифференциацией территории острова, соответствующей ей экологической специализацией видов и в то же время — расширением экологической амплитуды видов (процесс, протекавший в теплые фазы голоцена) только в пределах экологически близких типов местообитаний. Общие биологические и экотопические особенности подзоны арк-

---

[6] Фактор случайности в заселении лишайниками арктических территорий упоминают B. Lynge и P. Scholander (1932). Интересно, что эти авторы считают, что случайность — это неизвестные нам факторы проникновения вида на данную территорию.

тических тундр, такие как конвергенция различных типов местообитаний, ослабление биотопических привязанностей видов, прослеживаются среди лишайников только в пределах таких экологически близких типов местообитаний, т. е. в довольно узкой части всего спектра экотопов.

Благодарности

Исследования одного из авторов (М. П. Журбенко) поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49400) и программой фундаментальных исследований президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афонина О. М. Флора окрестностей бухты Сомнительной: мохообразные // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 66—90.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Городков Б. Н. Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1958. С. 5—58.

Добрыш А. А. Лишайники острова Врангеля: Автореф. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 198 с.

Добрыш А. А. Аннотированный список лишайников острова Врангеля // Новости систематики низших растений. Л., 1995. Т. 30. С. 115—123.

Добрыш А. А. Лишайники // Флора и фауна заповедников. Вып. 88. Мохообразные и лишайники заповедника «Остров Врангеля». М., 2000. С. 47—67.

Домбровская А. В. Распределение кустистых и листоватых лишайников в основных типах растительного покрова Хибинского горного массива // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 9. С. 1321—1331.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Кирюшина М. Т. Основные черты четвертичной истории острова Врангеля // Тр. НИИ геологии Арктики. 1965. Т. 143. С. 89—105.

Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники в горах юго-востока Чукотского полуострова // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1477—1487.

Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники межгорной котловины и низкогорий в среднем течении р. Амгуэмы на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 159—169.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Оганесян А. Ш., Сусекова Н. Г. Почвообразующие породы острова Врангеля // Почвоведение. 1994. № 9. С. 12—21.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Л. 1974. Вып. 2. 284 с.

Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742—752.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 223 с.

Седельникова Н. В., Седельников В. П. Роль лишайниковых синузий в высокогорных фитоценозах северной части Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 671—679.

Стишов М. С. Остров Врангеля — эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола, 2004. 596 с.

Стишов М. С., Пуляев А. И., Хрулева О. А. Общая характеристика биоты острова Врангеля // Биологические проблемы Севера. Животный мир острова Врангеля. Владивосток, 1986. С. 7—31.

Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. 1970. Вып. 268. Труды по ботанике, 9. С. 5—233.

Хитун О. В. Внутриландшафтная структура флоры низовьев реки Тиникяха (северные гипоарктические тундры, Гыданский полуостров) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 1—24.

Холод С. С. Типы неоднородности растительного покрова южной части острова Врангеля в связи с пятнообразованием // Тр. I Молодеж. конф. ботаников в Ленинграде. Л. 1986. С. 44—61.

Холод С. С. Роль снежного покрова в дифференциации растительности южной части острова Врангеля. Ценотический уровень // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 45—58.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.

Юрцев Б. А. Анализ распределения сообществ на хионо-геоботаническом профиле южного склона горы Тундростепной // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 136—167.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99 (2). P. 137—169.

Daniëls F. J. A. Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland, IV. Shrub, dwarf shrub and terricolous lichens // Meddel. om Grønland, Bioscience 10. 1982. 80 p.

Elvebakk A. Contributions to the lichen flora and ecology of Svalbard, arctic Norway // The Bryologist. 1984. Vol. 87. N 4. P. 308—313.

Elvebakk A., Hertel H. Part 6. Lichens. In: Elvebakk A., Prestrud P. (eds.): A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria // Norsk Polarinstitut Skrifter. 1996. Vol. 198. P. 271—359.

Esslinger T. L. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental Unated States and Canada. North Dakota State University. 1997.

Fryday A. M. The lichen vegetation associated with areas of late snow-line in the Scottish Highlands // Lichenologist. 2001. Vol. 33. N 2. P. 121—150.

John E., Dale M. R. T. Environmental correlates of species distributions in a saxicolous lichen community. Journal of Vegetation Science. 1990. Vol. 1. P. 385—392.

Lynge B., Scholander P. F. Lichens from North East Greenland (Collected on the Norwegian scientific expedition in 1929 and 1930). I // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1932. N 41. 116 p.

Walker M. D. Microhabitat preferences of *Dactylina arctica* and *D. beringica* on pingos in Northern Alaska // The Bryologist. 1989. Vol. 92. N 4. P. 467—472.

SUMMARY

The analysis of activity and habitat distribution of lichens in the Wrangel Island based on check-list and estimated 203 taxa is carried out. The flora of one type of habitat which corresponds to a given community have been considering as lichenocoenotype. Only 3 species belong to category of extraordinary-active species, 12 species are of high-active, 45 species — middle-active, 87 species — low active and 56 species — non-active. All types of habitats are distinguished into 11 groups on the base of coefficient of Sørensen—Czekanovsky and diagram of resemblance. 9 ecological groups and their ecotopical parameters are described. The analysis of species diversity have revealed the main abiotic factors limiting the high level of diversity. They are: mobility and lithology of substrate, competition with mosses, high degree of soil moisture and regime of annual submergence of river terraces. Two main types of habitat's occupation in Wrangel Island are established. One of them is characterised by colonization of large number of habitats that is determined by a broad ecological amplitude of species. The second type one may call an isolation of any group of lichen in one or more habitats. This process is determined by high number of habitat types in island and by fact of primary colonization of most part of habitats.

УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

ОРГАНИЗАЦИЯ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ В СЕМЕЙСТВЕ *APOCYNACEAE*

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. ORGANIZATION OF TERMINAL PHLOEM IN *APOCYNACEAE* FAMILY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: batashev@aport.ru
Поступила 22.03.2005

Методами электронной микроскопии изучена структура терминальной флоэмы у 18 представителей сем. *Apocynaceae*. Показано, что структурная организация терминальной флоэмы у представителей этого семейства разнообразна, она включает оба направления развития типологического спектра. Сравнение структурного диапазона, найденного в семействе, с описанными ранее примитивными и продвинутыми вариантами организации терминальной флоэмы позволяет рассматривать семейство как узел дивергенции с тенденциями эволюционного развития терминалей в симпластном направлении у деревьев и апопластном у стелющихся кустарников и многолетних трав. Наиболее продвинутая вдоль симпластного ряда терминальная флоэма найдена у *Acokanthera oppositifolia*, *Melodinus* sp., *Nerium oleander*, *Pachypodium lamerei*, *Plumelia rubra*, *Rauvolfia perakensis*, *Voacanga papuana*, *Wrightia religiosa*. Менее специализированную симпластную группу с нехарактерными для продвинутого симпластного типа пластидами (хлоропластами) в клетках-спутниках образовали *Alyxia daphnoides*, *Amsonia tabernaemontana*, *Allamanda cathartica*, *Carissa carandas*, *Thevetia nereifolia*. Промежуточный симпластно-апопластный тип, предполагаемый как анцестральный, найден у представителей рода *Trachelospermum*: *T. asiaticum*, *T. jasminoides*, *T. luikenense*. Апопластная линия специализации терминальной флоэмы представлена видами рода *Vinca*: *V. major*, *V. minor*.
Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, *Apocynaceae*.

Сравнительные исследования терминальной флоэмы листа развернуты после того как две группы двудольных, контрастных по структуре терминальной флоэмы, были описаны на материале древесных и травянистых их представителей (*Fabaceae*, *Asteraceae*, и др.: Pate, Gunning, 1969, 1972; *Oleaceae*: Гамалей, 1974). В результате рекогносцировочного обследования отдельных таксономических групп двудольных (Гамалей, Пахомова, 1983а, б; Watson et al., 1977), создания предварительной типологии и базы данных (Гамалей, Пахомова, 1984; Гамалей, 1985, 1988) была осознана необходимость более детального обследования всего комплекса признаков терминальной флоэмы по ведущим семействам двудольных. Программа сравнительных исследований была сформулирована и постепенно реализовывалась. Параллельно накапливалась база данных (Гамалей, 1990; Gamalei, 1989, 1991). В дальнейшем к ее разработке подключились новые группы исследователей. В результате появилась серия публикаций, посвященных анализу разнообразия типов терминальных пучков в ряде семейств двудольных (*Fabaceae*: Watson et al., 1977; *Lamiaceae*: Fisher, 1986; *Scrophulariaceae*: Turgeon et al., 1993; *Asteraceae*, *Lamiaceae* и др.: Баташев, 1997; *Gentianaceae*: Баташев, Гамалей, 2000; *Celastra*-

ceae: Turgeon et al., 2001). В итоге сравнительных наблюдений были подтверждены таксоноспецифичность типов терминальной флоэмы, во многих случаях вплоть до уровня семейства, связь структуры терминальной флоэмы с составом флоэмного экссудата и с морфотипами растений.

Данная статья представляет собой анализ разнообразия типов терминальной флоэмы в сем. *Apocynaceae*. Его выбор объясняется тем, что это семейство — одно из корневых для подкласса *Lamiidae*, по предварительным данным оно включает большое разнообразие жизненных форм и структурных типов растений.

Материал и методика

Материал. Структура терминальной флоэмы листа исследована на материале 18 видов сем. *Apocynaceae*, относящихся к 15 родам: *Acokanthera*, *Allamanda*, *Alyxia*, *Amsonia*, *Carissa*, *Melodinus*, *Nerium*, *Pachypodium*, *Plumelia*, *Rauvolfia*, *Thevetia*, *Trachelospermum*, *Vinca*, *Voacanga*, *Wrightia.* Растения взяты из оранжереи БИН РАН — *Acocanthera oppositifolia* (Lam.) Cood, *Allamanda cathartica* L., *Alyxia daphnoides* A. Cunn., *Amsonia tabernaemontana* Walt., *Carissa carandas* L., *Melodinus* sp., *Nerium oleander* L., *Pachypodium lamerei* Drake, *Plumelia rubra* L., *Rauvolfia perakensis* King et Gahble, *Thevetia nereifolia* Juss. et Steud., *Voacanga papuana* Schumann, *Wrightia religiosa* (Teysm. et Binn.) Benyh. и из открытого грунта парка пансионата «Белые ночи», Дагомыс: *Trachelospermum asiaticum* Nakai, *T. jasminoides* Lem., *T. luikinense* Hatus, *Vinca major* L. sv. *variegata*, *V. minor* L.

Трансмиссионная электронная микроскопия. Для фиксации использовались закончившие рост листья. Из крупных листьев вырезались образцы размером 3 × 4 мм, равноудаленные от края листа и от крупных жилок. По каждому виду материал брался в нескольких повторностях из 3—4 листьев одного возраста. Фиксацию проводили по стандартной методике: 3 ч 3%-м глютаровым альдегидом на фосфатном буфере (pH 7.2) и 16 ч 2%-м раствором четырехокиси осмия. Среды получали стеклянным ножом на ультратоме LKB III (Стокгольм, Швеция), окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца. Наблюдения и съемку вели на электронном микроскопе Hitachi 700 (Япония). Для анализа ультраструктуры использовали снимки 3—5 поперечных срезов для нескольких жилок последнего порядка ветвления.

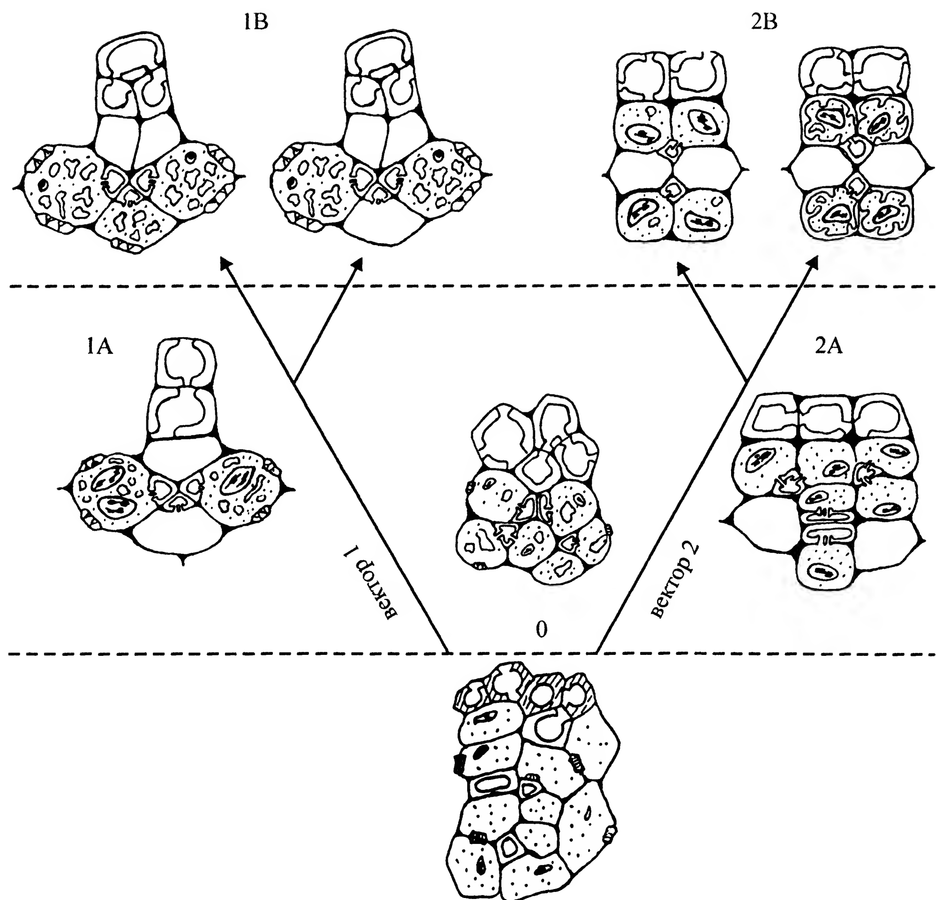
Используемые сокращения: КС — клетка-спутник, СЭ — ситовидный элемент, КО — клетка обкладки, ТЭ — трахеальный элемент, ФП — флоэмная паренхима.

КЛЮЧ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ТИПОВ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ (см. рисунок):

I. Направление специализации:

Признаки — топография терминальных комплексов флоэмы; число клеток-спутников на ситовидный элемент на поперечном срезе терминальной флоэмы; тип пластид спутников. Тангенциальное положение терминальных комплексов флоэмы относительно ксилемы. КС/СЭ (1 : 1); безгранные пластиды (лейкопласты) — вектор 1.

Радиальное положение терминальных комплексов флоэмы; КС/СЭ/КС (2 : 1); гранальные пластиды (хлоропласты) — вектор 2.



Направления и уровни специализации терминальных комплексов флоэмы листа двудольных.
0 — симпластно-апопластный, 1А — примитивный симпластный, 1В — продвинутый симпластный тип ТФ, 2А — примитивный апопластный, 2В — продвинутый апопластный.

Признаки промежуточные, нестабильные, их состав комбинированный — исходное 0 поле.

II. Уровень специализации:

Признаки — топография пучков, тип спутников и их пластид, выраженность апоплазматического или эндоплазматического лабиринтов, плотность плазмодесм. Терминальные комплексы КС/СЭ расположены веерообразно (тангенциально) относительно ксилемы; КС очень крупные, открытого типа («intermediary cells») имеют ярко выраженный эндоплазматический лабиринт и множество плазмодесм, собранных в плазмодесменные поля, пластиды — лейкопласты — тип 1В.

Конфигурация пучков такая же, топография терминальных комплексов флоэмы сходная, другие признаки менее или не выражены: эндоплазматический лабиринт в КС слабо развит, плазмодесм немного, в виде небольших групп, пластиды — промежуточные между лейкопластами и хлоропластами — тип 1А.

Терминальные комплексы КС/СЭ/КС расположены под ксилемой несколькими рядами, разделенными клетками флоэмной паренхимы; КС более мелкие, закрытого типа («transfer cells»): апоплазматический лабиринт хорошо выражен, проту-

беранцев оболочки много, плазмодесмы единичны или отсутствуют, пластиды — ярко выраженные хлоропласты с крупными гранами — тип 2В.

Терминальные комплексы расположены так же, организованы более архаично, апоплазматический лабиринт в КС отсутствует, пластиды — менее выраженные хлоропласты — тип 2А.

Слабая выраженность или нестабильность перечисленных признаков терминальной флоэмы, множество вариантов их комбинирования, отсутствие мелких жилок, паренхимная обкладка пучков — типы 0-1А или 0-2А.

Комплекс дополнительных признаков. В качестве дополнительного критерия в данной типологии использовался полный набор структурных и функциональных признаков листа, имеющих ту или иную степень корреляции с типами терминальной флоэмы (Гамалей, 2004).

Результаты

По структуре мелких жилок у изученных видов в сем. *Apocynaceae* выделено 4 группы. В первую вошли 7 видов: *Acokanthera oppositifolia* (Lam.) Cood, *Nerium oleander* L., *Pachypodium lamerei* Drake, *Plumelia rubra* L., *Rauvolfia perakensis* King et Gahble, *Voacanga papuana* Schumann, *Wrightia religiosa* (Teysm. et Binn.) Benyh. Мелкие жилки этих видов симметричны относительно сагиттальной плоскости. Они располагаются в губчатом мезофилле, состоят из нескольких трахеальных элементов и 2—5 комплексов КС/СЭ (табл. 1). Между флоэмными комплексами и ксилемой нет паренхимных клеток, обычно характерных для продвинутого симпластного типа. Флоэмная паренхима в мелких жилках этих видов так же отсутствует. Число КС примерно равно числу СЭ (отношение КС/СЭ — близкое к 1 : 1). Характерная черта мелких жилок этих видов — два крупных спутника, расположенные на флангах пучка и идентифицируемые как «intermediary cells». На поперечном срезе они в 4—7 раз крупнее связанных с ними СЭ. Наиболее характерные черты этих КС: плотная цитоплазма; большое число митохондрий, обширные плазмодесменные поля, состоящие из множества ветвящихся в направлении КС плазмодесм; редуцированные пластиды и развитый эндоплазматический ретикулум, который чаще всего на снимках обнаруживается в виде множества небольших вакуолей (табл. I) и лишь иногда его трубчатая природа выявляется вполне очевидно, как например, у *Voacanga papuana* (табл. I, *г*, *д*). У этого вида на материале спутников установлена непрерывность ретикулярного и вакуолярного компартментов в клетках, предполагающая единую природу и участие обоих в составе трассы симпластного транспорта (Гамалей, 2004).

Вторую группу образовали 6 видов: *Allamanda cathartica* L., *Alyxia daphnoides* A. Cunn., *Amsonia tabernaemontana* Walt., *Carissa carandas* L., *Thevetia nereifolia* Juss. ex Steud., лиана *Melodinus* sp. Структура мелких жилок этих видов в целом организована так же, как у 1-й группы, но обладает принципиальными отличиями (табл. II): 1) площадь КС в поперечном сечении меньше, чем в первой группе; 2) пластиды в КС представлены хлоропластами с развитой гранальной системой (табл. II, *в*—*д*), что в целом несвойственно симпластным двудольным (Гамалей, 1990); 3) в КС вместо разветвленного эндоплазматического ретикулума как на поперечных, так и на продольных срезах обнаруживаются 1—3 крупные вакуоли и небольшое число мелких (табл. II, *а*, *б*).

Обособленную группу слагают 3 вида *Trachelospermum*: *T. asiaticum* Nakai, *T. jasminoides* Lem. и *T. luikinense* Hatus (табл. III). Их мелкие жилки помимо ТЭ,

ТАБЛИЦА 1

Структурные признаки терминальных пучков изученных представителей сем. *Apocynaceae*

	Габитус	Тип ТФ	Симметричность мелкой жилки	Число блоков КС/СЭ	Соотношение КС/СЭ	Механические элементы в мелких жилках	ФП	ПП	ПО	Тип пластид КС	Примечания
Acokanthera oppositifolia	Куст.	1A	+	2+	1 : 1	Нет	Нет	Небольшие	—	лп.	
Allamanda cathartica	Куст.	1A	+	3+	1 : 1	»	»	»	—	Крупные многочисленные хл.	Хл. плоские
Alyxia daphnoides	Дер.	1A	—	2+	1 : 1	»	»	Крупные	—	Крупные хл.	» »
Amsonia tabernaemontana	Куст.	1A	+	2+	1 : 1	»	»	Небольшие, много	—	» »	
Carissa carandas	Куст.	1A	—	4+	1 : 1	»	+	Небольшие	—	Мелкие хл.	
Melodinus sp.	Лиана	1A	—	5+	1 : 1	Между флоэмой и ксилемой	+	Нет	—	Редкие хл.	Мелкие жилки, очень редки
Nerium oleander	Куст.	1B	+	3+	1 : 1						
Pachypodium lamerei	Дер.	1B	—	3+	1 : 1	Нет	Нет	Небольшие	—	лп.	
Plumelia rubra	Дер.	1B	—	2+	1 : 1	»	+	Довольно крупные	—	лп.	
Rauvolfia perakensis	Дер.	1B	—	2+	1 : 1	»	Нет	Немного, обширные	—	лп.	
Thevetia nereifolia	Дер.	1A	—	4+	1 : 1	»	+	Небольшие	—	хл.	
Trachelospermum asiaticum	Куст.	0	—	2+	1 : 1	Вне пучка	+	Нет	—	хл.?	
T. jasminoides	Куст.	0	—	2+	1 : 1	В обкладке пучка	+	Небольшие, очень мало	—	Мелкие хл.	
T. luikinense	Куст.	0	—	2+	3 : 2	То же	+	?	—	» »	ПП в обкладке
Vinca major sv. *variegata*	Стелющийся п/куст	2A	—	5+	3 : 2	Нет	+	Нет	—	Крупные хл.	
V. minor	То же	2A	—	5+	3 : 2	На абаксиальном полюсе жилки	+	»	—	» »	
Voacanga papuana	Дер.	1B	+	3+	1 : 1	Нет	Нет	Обширные	—	лп.	Труб. ЭР
Wrightia religiosa	Дер.	1B	+	2+	1 : 1	»	»	Небольшие	—	лп.	

Примечание. лп. — лейкопласты, хл. — хлоропласты.

СЭ и их спутников иногда содержат паренхимные клетки, организованные в виде обкладки (табл. III, *а*). На поперечных срезах жилок они в 1.5—3 раза крупнее спутников. Расположение спутников и СЭ, отличное от типичного для симпластных растений: ситовидные элементы организованы в виде центральной группы, окруженной спутниками, число которых выше (КС/СЭ 3 : 2). Их ультраструктура заметно отличается от характерной для «intermediary cells». Плазмодесменные поля на срезах редки, но могут быть вполне функционально активными (табл. III, *д*). Клетки обкладки сильно вакуолизированы, имеют более светлую, чем в КС, цитоплазму, обильно накапливают крахмал в пластидах и соединены друг с другом многочисленными плазмодесмами (табл. III, *б*). В мелких жилках наряду с внутренней регуляторной, судя по обилию крахмала, обкладкой может возникать вторая обкладка из клеток губчатого мезофилла, более крупноклетная и также с высоким содержанием крахмала (табл. III, *а*). Большое количество паренхимных клеток регуляторной и запасающей специализации, соединенных плазмодесмами между собой (табл. III, *б*), но изолированных от КС/СЭ комплексов — признак слабой специализации терминальной флоэмы, свидетельствующий о возможности комбинированной загрузки по симпласту и по апопласту, и в целом слабого оттока с продолжительным запасанием углеводов в паренхимных клетках в виде крахмала. Совокупность этих признаков позволяет отнести эту группу растений к нулевому типу, исходному для эволюции терминальной флоэмы в данном семействе.

В четвертую группу вошли два представителя рода *Vinca*: *V. major* L. sv. *variegata* и *V. minor* L . В мелких жилках этих видов обнаружено 5 типов клеток: ТЭ, СЭ, КС, ФП и флоэмные волокна (табл. IV). Жилка целиком расположена в губчатом мезофилле. Ксилема, расположенная на ее адаксиальном полюсе, образована небольшим числом трахеальных элементов, которые контактируют с КС и ФП. Флоэмная часть мелкой жилки образована 4 типами клеток с послойным распределением комплексов КС/СЭ и флоэмной паренхимы. На абаксиальном полюсе большинства мелких жилок *V. minor* расположен массивный блок флоэмных волокон (табл. IV, *а*). В мелких жилках *V. major* флоэмные волокна отсутствуют (табл. IV, *г*). Блоки КС/СЭ располагаются асимметрично относительно сагиттальной плоскости жилки, их число довольно велико (5—9) даже в самых мелких жилках. Отношение КС/СЭ ближе к 1.5 (3 КС на 2 СЭ). КС имеют плотную цитоплазму, незначительное по сравнению с предыдущими группами количество митохондрий и крупные, занимающие значительную часть поперечного сечения клетки гранальные хлоропласты (табл. IV, *б*, *д*). Клетки ФП располагаются в 2 зонах: между ксилемой и флоэмой и внутри флоэмы между слоями клеток терминальных комплексов (табл. IV, *а*, *г*). Они имеют менее плотную цитоплазму, хлоропласты с развитой гранальной системой и соединены небольшим числом плазмодесм с обкладкой пучка (табл. IV, *в*). Между клетками ФП и СЭ плазмодесменных связей не обнаружено.

Обсуждение

Симпластный продвинутый тип. Группу, состоящую из тропических и субтропических видов древесных растений, можно считать продвинутой в симпластном ряду (табл. 1). КС у этой группы — типичные «intermediary cells» с обширными плазмодесменными связями между КС и хлоренхимной обкладкой пучка, с развитым транспортным ЭР и редуцированными пластидами. В мелких жилках этих видов представлено всего 3 типа клеток: ТЭ, СЭ и их спутники, что, несомненно, сви-

детельствует о высокой специализации данного типа мелких жилок. Одной из вершин специализации в симпластном направлении считается структура терминальной флоэмы у видов сем. *Oleaceae* (Гамалей, 1974). Структурная специализация терминальной флоэмы в сем. *Apocynaceae* сравнима с ней. Сходство касается в первую очередь площади плазмодесменных полей и соответственно количества симпластных контактов между КС и КО. У исследованных представителей *Apocynaceae* плазмодесменные поля покрывают не более 50 % контактной зоны КС/СО, тогда как у *Oleaceae* и *Lamiaceae* поверхность плазмодесменных полей может доходить до 80 %. У представителей этой группы сем. *Apocynaceae* соотношение КС и СЭ не менее четкое (1 : 1), фланговые спутники есть. Как свойственно «intermediary cells», они вдвое крупнее остальных. Все признаки симпластного продвинутого типа (1В) выражены.

Симпластный примитивный тип. Вторая группа объединяет также симпластные виды. Их основное отличие от видов предыдущей группы — наличие в КС довольно крупных хлоропластов с хорошо развитой гранальной системой. Соответственно эти КС не могут рассматриваться как полноценные «intermediary cells». Судя по наличию хлоропластов, развитие которых не подавлено, можно предположить, что состав и компартментация флоэмного экссудата у этих видов существенно отличаются от таковых у растений 1-й группы. Эволюционно эту группу можно рассматривать как промежуточный этап в становлении симпластного типа.

Симпластно-апопластный (нулевой) тип. При исследовании сем. *Gentianaceae* на материале его видов был детально описан нулевой (анцестральный) тип (Баташев, Гамалей, 2000). Среди исследованных представителей сем. *Apocynaceae* он тоже обнаружен и соответствует приведенному в той публикации описанию: нерегулярная конфигурация пучков, нестабильное соотношение КС и СЭ, мелкие пластиды, единичные плазмодесменные поля в КС, периферийно расположенная пучковая паренхима, не сильно отличающаяся от нее паренхимная обкладка пучка (см. Ключ). По сочетанию отдельных признаков симпластной и апопластной специализаций загрузку терминальной флоэмы такого типа можно классифицировать как симпластно-апопластную, а сами пучки отнести к исходному нулевому типу либо начальному этапу специализации в том или другом направлении (0-1А или 0-2А).

Апопластный примитивный тип. Четвертую группу образовали апопластные виды. Их КС не имеют признаков ни «intermediary cells», ни «transfer cells». Их можно рассматривать как «ordinary cells» с крупными хлоропластами. Так были описаны КС, лишенные плазмодесменных полей, протуберанцев клеточной оболочки и с пластидами в виде лейкопластов (Turgeon et al., 1993). Спутники этого типа отличаются от «transfer cells» только отсутствием протуберанцевого синдрома. В данной группе они симпластно изолированы от мезофилла и, как правило, расположены двумя слоями, разделенными, вклинивающимися между ними клетками флоэмной паренхимы. Флоэмная паренхима — обязательный признак апопластного типа терминальной флоэмы. Она отличается и по структуре, и по расположению в пучке от ФП анцестрального (0) типа. В данном случае ФП «переместилась» из пограничной зоны между клетками жилки и ее обкладки внутрь жилки, увеличив площадь контакта с КС. По совокупности признаков терминальную флоэму этих видов следует отнести к примитивному апопластному типу (2А).

Уровень специализации флоэмы. Оценивая весь комплекс признаков (см. Ключ), мы выделили 3 типа спутников и 4 типа терминальной флоэмы (табл. 2, 3). По количественным признакам изученные виды распределены по двум осям специализации (см. рисунок). Ведущую роль в построении эволюционных рядов терминаль-

ТАБЛИЦА 2

Клетки-спутники, представленные в сем. *Apocynaceae*

«Intermediary cells»	«Intermediary cells» с хлоропластами	«Ordinary cells» с хлоропластами
Nerium oleander	*Acokanthera oppositifolia*	*Vanca major* sv. *variegata*
Pachypodium lamerei	*Allamanda cathartica*	*V. minor*
Plumelia rubra	*Alyxia daphnoides*	
Rauvolfia perakensis	*Amsonia tabernaemontama*	
Voacanga papuana	*Carissa carandas*	
Wrightia religiosa	*Melodinus* sp.	
	Thevetia nereifolia	
	Trachelospermum jasminoides	
	T. luikinense	
	T. asiaticum	

ной флоэмы для этого семейства играли клетки-спутники и клетки флоэмной паренхимы. Терминальная флоэма исследованных симпластных видов содержит только 1 тип КС и не содержит ФП. В этом случае тип терминальной флоэмы определяется исключительно строением КС (табл. 2). У симпластно-апопластных и апопластных видов в мелких жилках присутствует флоэмная паренхима. В этом случае тип терминальной флоэмы определяется с учетом сочетания строения КС и расположения ФП. Вклинивание ФП между слоями КС закрытого типа как «ordinary cells», так и «transfer cells» однозначно указывает на апопластный вариант загрузки терминальной флоэмы. Периферийное расположение ФП как и наличие дополнительных паренхимных обкладок — признаки нулевого варианта с «ordinary cells».

Возможные затруднения в определении типа терминальной флоэмы вызваны несколькими причинами. Мелкие пластиды в «intermediary cells» и «ordinary cells» довольно малочисленны и обнаруживаются лишь на немногих срезах. В случае, если плазмодесменные поля занимают менее 20 % клеточной поверхности КС, их встречаемость на поперечных срезах КС также крайне низка. Суточная динамика оттока ассимилятов и соответственно состояние ЭР или вакуоли столь велики, что эти признаки, особенно в количественном выражении, могут использоваться для диагностики типов только после дополнительных исследований и объемной реконструкции либо в сочетании с другими признаками (табл. III). Расположение ФП в наиболее мелких флоэмных терминалях и наиболее крупных может отличаться от типичного для вида.

Связь типов терминальной флоэмы с жизненными формами растений. Связь типов терминальной флоэмы с габитусом растений предполагалась (см. Гамалей, 2004), она просматривается и на материале изученных видов сем. *Apocynaceae*. Терминальной флоэмой продвинутого симпластного типа (1В) в исследованной выборке обладают тропические и субтропические деревья и кустарники. примитивного симпластного типа (1А) — тропические деревья, кустарники и лианы, симпластно-апопластной (0 тип) — низкие субтропические кустарники, примитивного апопластного (2А) — полукустарники и многолетние травы умеренных широт. В семействе прослеживается тенденция редукции числа плазмодесменных связей между мезофиллом и терминальной флоэмой параллельно с редукцией жизненных форм (Гамалей, 2004).

Тенденции дивергентной эволюции терминальной флоэмы в семействе. Большинство изученных семейств двудольных монотипны по организации терминаль-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика типов терминальной флоэмы, представленных в сем. *Apocynaceae*

Типы	1В *Acokanthera* *Nerium* *Plumelia* *Pachypodium* *Rauvolfia* *Voacanga* *Wrightia*	1А *Allamanda* *Alyxia* *Amsonia* *Carissa* *Melodinus* *Thevetia*	0 *Trachelospermum*	2А *Vinca*
Структура терминальной флоэмы				
1) Симметричность мелкой жилки	+	+	—	—
2) Число блоков КС/СЭ	2—5	>2	>2	>3
3) Отношение КС/СЭ	1 : 1	1 : 1	3 : 2—2 : 1	3 : 2—2 : 1
4) Флоэмная паренхима	Нет	Нет	Часто в виде мелкоклеточной обкладки пучка	Вклинивается между слоями КС
5) Структурные различия между клетками ФП и обкладкой пучков			Слабые	Явные
Структура клеток-спутников				
1) Плазмодесменные поля	Обширные, многочисленные, покрывают до 70 % контактной зоны КС/КО	Среднего размера, покрывают до 50 % контактной зоны КС/КО	Одиночные, мелкие, 1—2 десятков плазмодесм	—
2) Протуберанцы оболочки	—	—	—	— (+)
3) Тип пластид	Лейкопласты	Более или менее развитые хлоропласты	Слабо развитые хлоропласты или лейкопласты	Крупные хлоропласты

ной флоэмы (Гамалей, 2004). Исключения встречаются в наиболее продвинутом и филогенетически молодом подклассе *Lamiidae*: сем. *Scrophulariaceae*, *Gentianaceae*, *Rubiaceae* (Turgeon et al., 1993; Баташев, 1997; Баташев, Гамалей, 2000). Для представителей перечисленных семейств характерны разные варианты совместной или независимой реализации симпластной и апопластной линий специализации. Наибольшая выраженность дивергентной эволюции найдена в семействах *Scrophulariaceae* и *Rubiaceae*. В них темпы эволюции, видимо, были выше. В результате в них одновременно достигнуты наиболее специализированные варианты и открытого, и закрытого типов терминальной флоэмы и отсутствуют промежуточные. В сем. *Gentianaceae*, напротив, найдены в основном терминали анцестрального (0) типа и ранние этапы эволюции в апопластном направлении: формирование протуберанцев необычной структуры в сочетании с редукцией хлоропластов (Баташев, Гамалей, 2000). На этом фоне исследуемое сем. *Apocynaceae* демонстрирует и ранние этапы расхождения в симпластном и апопластном направлениях, и последовательный ряд усиления специализации в симпластном направлении. Наиболее близкой к анцестральному (0) типу следует признать терминальную флоэму исследованных видов рода *Trachelospermum*. У рода *Vinca* по сравнению с *Trachelospermum* наблюдается почти полная изоляция мезофилла и флоэмы, что сопровождается перемещением флоэмной паренхимы с периферии внутрь флоэмы (в зо-

ну между слоями КС/СЭ), параллельно терминали приобретают признаки закрытого типа (2А). Возможно, такое перемещение ФП является универсальным при становлении апопластного типа. Симпластный ряд представлен полно, от истоков до вершины эволюционного ряда (см. рисунок).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баташев Д. Р. Сравнительная анатомия терминальной флоэмы листа в подклассах *Lamiidae* и *Asteridae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 29 с.

Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Особенности терминальной флоэмы листа у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 1—8.

Гамалей Ю. В. Симпластические связи в мелких жилках листа *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 980—987.

Гамалей Ю. В. Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Физиол. раст. 1985. Т. 32. № 5. С. 866—875.

Гамалей Ю. В. Таксономическое распределение типов мелких жилок листа // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1662—1672.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система двудольных растений. СПб., 2004. 422 с.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии // Бот. журн. 1983а. Т. 68. № 3. С. 287—301.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. II. Таксономическое распределение основных типов // Бот. журн. 1983б. Т. 68. № 4. С. 428—440.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. III. Структура, функции, эволюция // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 9. С. 1159—1166.

Fisher D. G. Ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentration in green areas of variegated *Coleus blumei* Benth. Leaves // Planta. 1986. Vol. 169. P. 141—152.

Gamalei Yu. V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. 1989. Vol. 3. P. 96—110.

Gamalei Yu. V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. 1991. Vol. 5. P. 50—64.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survay // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135—156.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Transfer cells // Annu. Rev. Plant Physiol. 1972. Vol. 23. P. 173—196.

Turgeon R., Beebe D. U., Gowan E. The intermediary cell: minor vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the *Scrophulariaceae* // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446—456.

Turgeon R., Medville R., Nixon K. C. The evolution of minor vein phloem and phloem loading // Am. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 8. P. 1331—1339.

Watson L., Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in leaves of *Leguminosae — Papilionoidae* // Bot. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 74. N 2. P. 123—130.

SUMMARY

The structure of terminal phloem of 18 members of the *Apocynaceae* is studied by means of electron microscopy. The structural organization of the terminal phloem is diverse within the family and shows both directions of development of typological spectrum. The terminal phloem, most advanced along the symplastic series, is found in *Acokanthera oppositifolia*, *Melodinus* sp., *Nerium oleander*, *Pachypodium lamerei*, *Plumelia rubra*, *Rauvolfia perakensis*, *Voacanga papuana*, *Wrightia religiosa*. The less specialized symplastic group is composed of *Alyxia daphnoides*, *Amsonia tabernaemontana*, *Allamanda cathartica*, *Carissa carandas*, *Thevetia nereifolia*. The intermediate symplastic-apoplastic type, supposed to be ancestral, is found in the genus *Trachelospermum*: *T. asiaticum*, *T. jasminoides*, *T. luikinense*. The apoplastic series is represented by the *Vinca* species: *V. major*, *V. minor*.

УДК 581.8

© А. В. Степанова

РАЗНООБРАЗИЕ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ КОРНЕВИЩ В РОДЕ *POTENTILLA* (*ROSACEAE*)

A. V. STEPANOVA. DIVERSITY OF THE RHIZOME ANATOMICAL STRUCTURE IN *POTENTILLA* (*ROSACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: stepanovabot@mail.ru

Методом световой микроскопии исследовано анатомическое строение многолетних подземных побегов (корневищ) 20 травянистых представителей рода *Potentilla*, различающихся моделями побегообразования, условиями обитания и систематическим положением в пределах рода. Показано широкое разнообразие анатомической структуры корневищ видов рода *Potentilla*. Проведена типификация анатомического строения корневищ, в пределах рода выделено 5 типов: сплошное (2 вида), рассеченное (13), рассеченное с тангентальными паренхимными зонами (3), серповидное (1), ложнопучковое (1). Обнаружена связь типов анатомического строения корневищ с моделями побегообразования лапчаток.

Ключевые слова: многолетние травянистые растения, анатомия, корневища, *Potentilla*.

Анатомическое строение многолетних подземных побегов травянистых растений до сих пор изучено слабо. Исследования, направленные на поиск специфических закономерностей внутренней структуры этих органов, редки (Constantin, 1883; Jost, 1890; Михайловская, Тихонова, 1971; Михайловская, Федотова, 1976; Михайловская, 1980; Макарова, 1985, и др.). Отдельные описания и данные встречаются в работах по экологической анатомии и морфологии (Радкевич, 1926, 1928; Василевская, 1940; Колищук, 1968), а также в работах, касающихся фармакологического применения трав (Терпило, 1961; Rugina, Toma, 1991, и др.).

Многолетние подземные побеги травянистых растений могут быть представлены клубнями, столонами, луковицами или корневищами (Федоров и др., 1962; Серебряков, Серебрякова, 1965). Различают эпигеогенные и гипогеогенные корневища, первые из которых в начале своего развития функционируют как надземные побеги и только потом погружаются в почву, а вторые возникают из подземных почек и сохраняют на протяжении всей жизни подземное положение, образуя при выходе на поверхность однолетние надземные побеги (Серебряков, Серебрякова, 1965). Эпигеогенные корневища, как и многолетние надземные побеги древесных растений, характеризуются наличием камбия, активно действующего на протяжении ряда лет и формирующего массивы вторичных тканей (Михайловская, 1980). Гипогеогенные корневища более специализированы (разделение на 2 зоны — плагиотропную и ортотропную, редукция листьев и слабая деятельность камбия в плагиотропной части и пр.). Если высокая степень метаморфизированности клубней, столонов, луковиц и каудексов, а также гипогеогенных корневищ затрудняет их сравнение с надземными побегами близкородственных древесных растений, то исследование анатомической структуры эпигеогенных корневищ с этой точки зрения

могло бы значительно обогатить представления как о строении вегетативных органов, так и об эволюции жизненных форм.

В целом для корневищ по сравнению с надземными побегами характерна редукция механических элементов, более сильное развитие эндодермы, покровных тканей и паренхимы. Паренхиматизация корневища развивается за счет образования широкой коры и обилия паренхимных клеток во вторичной ксилеме; в последнем случае формируются либо широкие лучи, либо тангентальные паренхимные прослойки на границах слоев прироста (Constantin, 1883; Радкевич, 1926, 1928). При этом признаки строения сосудов вторичной ксилемы (например, тип перфорационных пластинок) могут быть в корневище более специализированы, чем в надземном побеге (Барыкина и др., 1976). Образование разных по составу участков и зон вторичной ксилемы связывают с разными процессами развития травянистого растения: широких лучей — с заложением пазушных почек (Василевская, 1962; Ахадова, 1973; Саидов, Ниязов, 1973), придаточных корней (Михайловская, Федотова, 1976), переходом к цветению (Михайловская, 1980); тангентальных паренхимных зон — с образованием розетки листьев (Радкевич, 1928). Экологическая изменчивость корневищ осуществляется за счет изменения объемов тканей (Макарова, 1985), расположения механических элементов (Раздорский, 1949). Во вторичной ксилеме корневищ могут быть хорошо выражены слои прироста, представляющие собой годичные кольца (Михайловская, 1972, 1980; Макарова, 1985).

Таким образом, корневища могут быть весьма разнообразны по анатомическому строению, в частности расположению на поперечном срезе паренхимных и лигнифицированных участков вторичной ксилемы. Задача настоящего исследования — оценить это разнообразие в пределах одного рода.

В качестве объекта изучения был выбран крупный род *Potentilla* L. (лапчатка) из сем. *Rosaceae*, представленный преимущественно многолетними травами, а также включающий несколько одно-двулетников, древесных и полудревесных растений. Последняя монографическая обработка всего рода принадлежит T. Wolf (1908), она же оказалась и наиболее удачной; этот автор распознает в пределах рода 305 видов, объединяя их в 31 группу, в дальнейших обработках группам чаще всего придается ранг секций, а также подродов и даже самостоятельных родов (Юзепчук, 1941). При этом представления T. Wolf (1908) о группировке видов и филогенетических связях между группами в основном подтверждались другими исследованиями (Юзепчук, 1941; Голубев, 1965; Sojak, 1987; Leht, 1996, и др.). Существует множество работ, посвященных разным аспектам строения лапчаток. Неоднократно исследовались возможные пути эволюционной трансформации жизненных форм в роде (Голубев, 1965; Шафранова, 1967, 1968, 1970; Житков, 1972; Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986, и др.), большинство исследователей придерживаются мнения, что основное направление — переход от кустарников к травам (Wolf, 1908; Голубев, 1965; Шафранова, 1970 и др.). Травянистые лапчатки представлены преимущественно многолетними розеточными моноподиальными растениями и небольшим количеством розеточных симподиальных (Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986; Серебрякова, 1987, и др.). Среди симподиальных травянистых лапчаток различают обычно первично-симподиальные (*Rupestres*) и вторично-симподиальные (*Rectae*, *Argenteae*): считается, что в пределах рода происходил переход от симподиального нарастания к моноподиальному и затем, в некоторых эволюционно молодых группах — опять к симподиальному (Голубев, 1965; Житков, 1972; Серебрякова, Павлова, 1986, и др.). Многолетние оси травянистых лапчаток в основном — эпигеогенные корневища (Голубев, 1965; Серебряков, Серебрякова, 1965; Житков, 1972, и др.).

Лапчатки часто использовались при исследовании анатомического строения корневищ. В литературе есть данные по строению многолетних побегов *Potentilla sericea*, *P. multifida* (Василевская, 1940), *P. alba* (Михайловская, Федотова, 1976; Федотова, 1976; Михайловская, 1980), *P. erecta* (Михайловская, Тихонова, 1971), *P. palustris* (Eames, 1911), *P. bifurca* (Шафранова, 1968), *P. anserina* (Rugina, Toma, 1991). Отмечено разнообразие анатомического строения многолетних осей травянистых лапчаток (Eames, 1911; Василевская, 1940). В. К. Василевская (1940 : 93) указывает, что если у *P. multifida* и *P. sericea* «древесина ... разъединена широкими паренхимными лучами», то стебель *P. bifurca* «характеризуется замкнутым кольцом элементов с одеревенелыми оболочками». Она подчеркивает, что такие существенные различия, несомненно, заслуживают внимания, так как общий план строения стебля — признак, который может служить диагностическим для таксонов крупного ранга.

Материал и методика

Нами изучено анатомическое строение многолетних подземных побегов (корневищ) 20 видов травянистых лапчаток (см. таблицу). При отборе видов внимание уделялось разнообразию морфологического строения, систематического положения и условий обитания. Данные о типе нарастания побеговой системы взяты из литературы (Голубев, 1965; Житков, 1972; Серебрякова, 1987). Система рода и названия видов приводится по Т. Wolf (1908) с некоторыми изменениями: добавлены виды, в настоящее время по иному трактуемые или называемые (*P. acaulis*, *P. cran-*

Типы нарастания и анатомического строения многолетних побегов травянистых лапчаток

Виды	Группа	Нарастание побеговой системы	Тип анатомического строения корневища
Potentilla rupestris L.	*Rupestres*	ПС	I
P. arguta Pursh.		ПС	I
P. recta L.	*Rectae*	ВС	III
P. transcaspia Th. Wolf		ВС	III
P. taurica Willd. ex Schlecht.		ВС	III
P. elatior Willd. ex Schlecht.	*Eriocarpae*	М	II
P. divina Alb.	*Speciosae*	М	IV
P. brachypetala Fisch. et Mey.	*Crassinerviae*	М	II
P. haynaldiana Jka		М	II
P. alba L.	*Fragariastra*	М	II
P. micrantha Ramond ex DC.		М	II
P. acaulis L.	*Aureae*	М	II
P. crantzii (Crantz) Beck.		М	II
P. raddeana Juz.	*Persicae*	М	II
P. ruprechtii Boiss.		М	II
P. sericea L.	*Multifidae*	М	II
P. lapponica (F. Nyl.) Juz.		М	II
P. tanacetifolia Willd.	*Tanacetifoliae*	М	II
P. erecta (L.) Hampe	*Tormentillae*	М	V
P. reptans L.		М	II

Примечание. Нарастание побеговой системы: ВС — вторично-симподиальное, М — моноподиальное, ПС — первично-симподиальное. Типы анатомического строения корневищ: I — сплошной, II — рассеченный, III — рассеченный с тангентальными паренхимными прослойками, IV — серповидный, V — ложнопучковый.

tzii, *P. lapponica*, *P. divina*, *P. raddeana*, *P. erecta*). Названия этих видов приведены в соответствии с Флорой СССР (Юзепчук, 1941).

В работе изучены первично-симподиальные травянистые лапчатки, относящиеся к группе *Rupestres* (*P. rupestris* L. и *P. arguta* Pursh .), вторично-симподиальные из группы *Rectae* (*P. recta* L., *P. taurica* Willd. ex Schlecht. и *P. transcaspia* Th. Wolf) и моноподиальные представители групп *Aureae* (*P. acaulis* L., *P. crantzii* (Crantz.) Beck.), *Crassinerviae* (*P. brachypetala* Fisch. et Mey, *P. haynaldiana* Jka), *Eriocarpae* (*P. elatior* Willd. ex. Schlecht.), *Fragariastra* (*P. alba* L., *P. micrantha* Ramon), *Multifidae* (*P. sericea* L., *P. lapponica* (F. Nyl.) Juz.), *Persicae* (*P. raddeana* Juz., *P. ruprechtii* Boiss.), *Speciosae* (*P. divina* Alb.), *Tanacetifoliae* (*P. tanacetifolia* Willd.) и *Tormentillae* (*P. erecta* (L.) Hampe, *P. reptans* L.).

Многолетние побеги взяты из гербарных коллекций СПбГУ и БИН РАН с генеративных особей, возраст которых составлял не менее 3 лет. Для каждого вида использовалось от 1 до 3 образцов, в зависимости от доступности материала. Поперечные срезы изготавливали на салазочном микротоме и окрашивали сафранином. Для 2 видов (*P. divina* и *P. erecta*) с целью выяснения путей формирования вторичной ксилемы в онтогенезе были выполнены сериальные поперечные срезы. Иллюстрации сделаны при помощи рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение

Данные о строении корневищ исследованных лапчаток приведены в таблице и на таблице-вклейке. Вторичная ксилема в виде сплошного цилиндра обнаружена только у видов секции *Rupestres* (см. таблицу-вклейку, *А*). Остальные травянистые лапчатки характеризуются «рассеченным» проводящим цилиндром, в котором сектора содержащей сосуды вторичной ксилемы чередуются с широкими лучами вторичного происхождения. Эти лучи, образованные относительно крупными клетками с тонкими нелигнифицированными стенками, разделяют цилиндр вторичной ксилемы на 4—7 секторов; их число и размеры сильно варьируют, в том числе в пределах одного образца, составляя от 15 до 90 % объема элементов, откладываемых камбием внутрь. На поперечном срезе широкие лучи могут располагаться как напротив первичных (сердцевинных) лучей, так и между ними, т. е. образуются как из межпучкового, так и из пучкового камбия. Широкие лучи могут также возникать не на первый или второй год жизни, а позднее, расщепляя сосудосодержащий сектор на два. Иногда наоборот, такой луч на протяжении нескольких слоев продолжает первичный, а затем в этом участке камбий начинает откладывать содержащую сосуды ксилему. В середине широкого луча часто под разным углом располагаются единичные спиральные или кольчатые трахеальные элементы почечного следа или придаточных корней.

Среди лапчаток с рассеченным цилиндром особое строение имеют представители группы *Rectae*, а также *P. divina* и *P. erecta*. У видов группы *Rectae* в пределах содержащих сосуды участков наблюдается чередование по радиусу лигнифицированных и паренхимных зон (см. таблицу-вклейку, *В*). Границы между сосудисто-волокнистыми и сосудисто-паренхимными зонами обычно отчетливо выраженные, резкие.

Поперечные срезы корневищ взрослых растений *P. divina* представляют собой серповидные пластинки, состоящие из вторичной ксилемы и вторичной флоэмы, окруженные сплошным кольцом перидермы (см. таблицу-вклейку, *Г*). В результате исследования сериальных срезов было обнаружено, что в течение первого

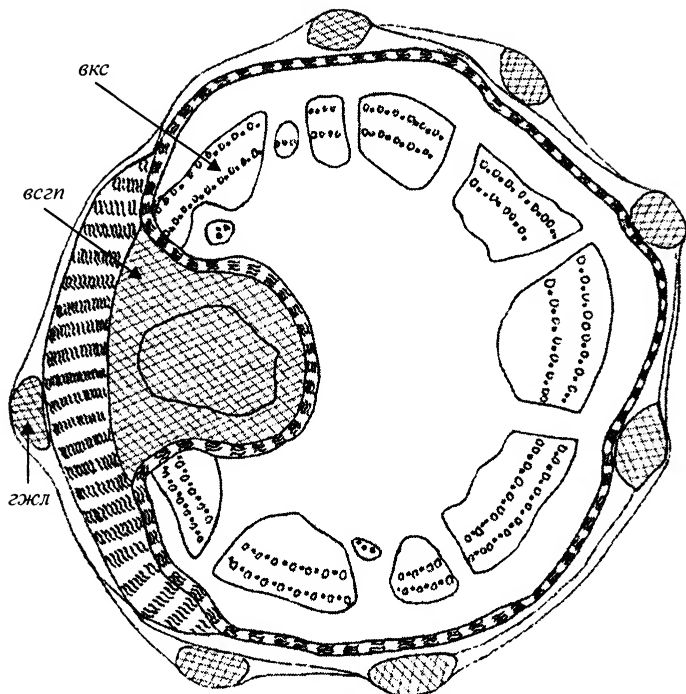


Рис. 1. Формирование серповидной структуры корневища *Potentilla divina*.
всгп — веточный след генеративного побега, *вкс* — вторичная ксилема корневища; *гжл* — главная жилка листа.

года жизни многолетний побег *P. divina* формирует кольцо ксилемы, в котором сосудисто-волокнистые участки чередуются с широкими паренхимными лучами, т. е. имеет рассеченную структуру. Веточный след развивающегося на второй год генеративного побега в корневище короткий (5—15 мм дл.), но широкий, на поперечном сечении занимает большую площадь — от перидермы до сердцевины, захватывая в том числе часть сердцевины (рис. 1). При его отмирании пограничные паренхимные клетки лучей и перимедулярной зоны начинают делиться, формируя перидерму, которая образует сплошное кольцо с наружной перидермой неотмирающей части корневища. При удалении оснований отмерших листьев, которыми густо покрыты многолетние побеги *P. divina*, окруженный перидермой генеративный побег отделяется (выпадает) вместе со своим веточным следом.

У последнего вида (*P. erecta*) вторичная ксилема корневища состоит в основном из паренхимных клеток, волокнистые элементы и сосуды образуют небольшие, расположенные парами скопления, состоящие из 20—30 клеток; их суммарная относительная площадь составляет менее 10 % (см. таблицу-вклейку, *Д*). В целом структура напоминает пучковую, с расположением «пучков» в несколько (обычно 2) кругов. На серии поперечных срезов было показано, что сплошной проводящий цилиндр пазушного генеративного побега при вхождении в стелу корневища разделяется на 2 половины, каждая из которых затем из серповидной формы принимает форму, напоминающую пучок (рис. 2). С возрастом снаружи от таких «пучков» формируется следующая пара, но сплошных содержащих сосуды массивов в виде секторов не образуется. Листовые следы листьев розетки состоят из нескольких элементов, которые образуют радиальные цепочки, соединяющие «пучки», или расположенные между «пучками» группы по 2—3 элемента. В результате

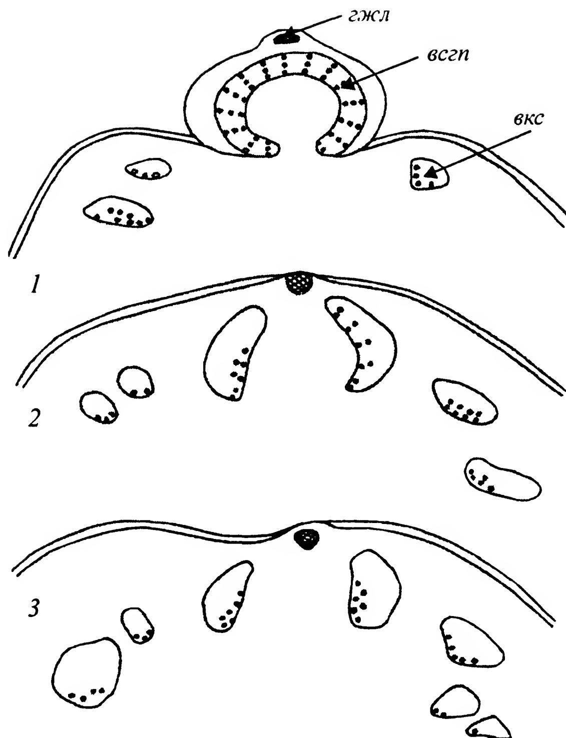


Рис. 2. Формирование ложнопучковой структуры корневища *Potentilla erecta*.
1—3 — разные стадии вхождения веточного следа генеративного побега в корневище сверху вниз. Остальные обозначения — как на рис. 2.

практически вся многолетняя проводящая система *P. erecta* оказывается связанной с проводящими тканями только генеративных побегов. Остальная часть многолетней оси полностью паренхиматизирована.

Проведенное исследование показало, что для травянистых лапчаток можно выделить 5 типов анатомического строения многолетней оси («сплошное» строение — виды группы *Rupestres*, «серповидное» — *P. divina*, «ложнопучковое» — *P. erecta*, с широкими лучами и тангентальными паренхимными прослойками — виды группы *Rectae*, только с широкими лучами — остальные виды). Вероятно, дальнейшее исследование многолетних побегов травянистых растений увеличит количество этих типов. Такое богатство анатомической структуры подземных побегов — характерное свойство не только рода *Potentilla* L. Разнообразие комбинаций проводящих, запасающих и механических элементов обычно для корневищ травянистых двудольных растений (Радкевич, 1926, 1928; Серебряков, Серебрякова, 1965). Обнаруженные нами у лапчаток структурные типы встречаются у представителей разных семейств. Так, например, сплошное строение отмечено у видов рода *Pyrola* (Колищук, 1968), *Paeonia tenuifolia* (Барыкина и др., 1976) рассеченное — у видов родов *Geum*, *Alchemilla*, *Sanguisorba* (Михайловская, 1980), рассеченное с тангентальными паренхимными прослойками — *Medicago falcata* (Михайловская, 1972), видов рода *Artemisia* (Алимухамедова, 1973) и др. Партикуляция широко распространена у растений пустынь и среди них сходный с *P. divina* тип описан для *Artemisia terrae-albae* (Радкевич, Шубина, 1935). При этом, на наш взгляд, особенности партикуляции можно и дóлжно учитывать при типифика-

ции анатомического строения многолетних побегов, особенно в тех случаях, когда она, как у *P. divina*, связана не с сенильным состоянием, а с цветением растения. О. Н. Радкевич и Л. Н. Шубиной (1935) показано, что партикуляция у многолетних трав является закономерным, а не патологическим процессом и ее особенности связаны с особенностями (характеристиками) побеговой системы (осностью побегов). Специфика строения корневища *P. erecta*, его отличия от других лапчаток, вероятно, обусловлены иным онтогенетическим происхождением этого органа. Он образован гипокотилем и укороченными осями главного и боковых побегов, поэтому его называют как эпигеогенным корневищем (Михайловская, Тихонова, 1971), так и гипокотильным клубнем (Пошкурлат, 1958).

Разнообразие анатомического строения у многолетних подземных побегов в роде *Potentilla* гораздо больше, чем у однолетних надземных. Исследование признаков анатомического строения надземных однолетних побегов лапчаток для целей диагностики показало его однотипность у представителей разных секций (Фокина, 1980). При этом А. Г. Фокина (1980) указывает, что для большинства лапчаток характерно пучковое строение однолетнего побега, в то время как A. J. Eames (1911) отмечал сплошное. Вероятно, это связано с тем, что в первом случае исследовались верхние части побегов, а во втором — основания. Известно, что у большинства травянистых двудольных растений в пределах надземного побега присутствуют и пучковая, и сплошная структуры ксилемы, пучковое строение сменяется сплошным по направлению от верхушки к основанию пробега (Радкевич, 1926; Гатцук, 1976; Кондратьева-Мельвиль, 1986).

Анатомическое строение многолетних побегов травянистых лапчаток обнаружило связь с морфологическими характеристиками их побеговых систем. Оказалось, что сплошное строение проводящего цилиндра имеют все травянистые лапчатки, относящиеся к первично-симподиальной архитектурной модели (виды группы *Rupestres*). Такое же строение проводящего цилиндра характерно и для древесных представителей рода. Следовательно, эпигеогенные корневища не только характеризуются наличием камбия, откладывающего в течение ряда лет массивы вторичных тканей (Михайловская, 1980), но более того, могут не иметь никаких принципиальных отличий от многолетних надземных побегов древесных растений. Сходство корневищ видов группы *Rupestres* с многолетними надземными побегами древесных растений показывает, что хотя паренхиматизация проводящего цилиндра многолетнего побега связана с трансформацией жизненной формы из древесной в травянистую, она происходит не одновременно с этой трансформацией. Таким образом, наличие широких лучей во вторичной ксилеме многолетнего побега не может служить однозначным критерием травянистости растения.

Отмеченные у большинства травянистых лапчаток широкие лучи вторичного происхождения, на наш взгляд, представляют собой паренхиму почечного следа спящих почек (Василевская, 1940, 1962; Ахадова, 1973; Саидов, Ниязов, 1973), а не результат перехода растения в генеративную фазу (Михайловская, 1980). Иначе говоря, развитие в листовой щели неваскулярного камбия связано с отсутствием развития какого-либо побега («нераспусканием» почки) вообще, независимо от его генеративной или вегетативной природы. Во-первых, при исследовании *P. divina* и *P. erecta* установлено, что веточный след генеративного побега состоит из сосудов и волокон вторичной ксилемы, причем у последнего вида остальная часть этой ткани в многолетней оси образована только паренхимными клетками. Связь развития генеративного побега с формированием содержащей сосуды древесины неоднократно отмечена в литературе (Василевская, 1940, 1962) и логична, поскольку любой побег нуждается в питании, а следовательно, в хорошо развитой проводя-

щей системе. Во-вторых, широкие лучи есть у всех изученных моноподиальных травянистых лапчаток. Для этих растений характерно образование розетки листьев, следовательно, количество закладывающихся почек велико, однако лишь несколько из них развиваются в дальнейшем в побеги. В-третьих, предположение о связи широких лучей со спящими пазушными почками подтверждает наблюдаемые различия в строении многолетнего побега первично и вторично-симподиальных травянистых лапчаток. Первично-симподиальные травянистые лапчатки (виды группы *Rupestres*) демонстрируют сплошное строение проводящего цилиндра. Все вторично-симподиальные лапчатки (виды группы *Rectae*) имеют хорошо выраженные широкие лучи. При этом у первично-симподиальных травянистых лапчаток большинство почек, практически без периода покоя, развиваются в побеги, а у вторично-симподиальных реализуются только 1—2 верхние, остальные погибают (Соколова-Доманская, 1965).

С типом нарастания побеговой системы у травянистых лапчаток также связано и образование тангентальных паренхимных зон на границе слоев прироста. В пределах изученного материала такая структура содержащих сосуды секторов обнаружена у всех вторично-симподиальных видов и только у них. Сравнение полученных результатов с литературными данными оказалось проблематичным, поскольку в анатомических работах тип нарастания многолетних побегов, как правило, не указывается. Однако некоторые косвенные сведения можно почерпнуть из упоминаний об особенностях развития этих растений. Так, например, S. Carlqust и V. M. Eckhart (1984) характеризуют изученные ими растения с подобным анатомическим строением многолетних побегов как «woody herbs» («деревянистые травы»), указывая, что возобновление у них происходит от основания более старых осей. Следовательно, приведенные в этой работе растения — симподиально нарастающие. В другой статье S. Carlquist (1983) указывает, что слои паренхимы в конце годичного прироста встречаются у травянистых многолетников сезонного климата, у которых возобновление осуществляется от основания более старых побегов. О. Н. Радкевич (1926, 1928) и В. К. Василевская (1940) отмечают тангентальные паренхимные прослойки у растений пустынь. При этом полудревесные растения, обычные для пустынных мест обитания, — симподиально нарастающие по определению (Серебряков, 1962), так как для них характерна дифференциация побега на однолетнюю и многолетнюю части. З. А. Новрузова (1968) на основании анализа строения древесины у растений разных жизненных форм указывает, что наличие тангентальных паренхимных прослоек в древесине — особенность изученных ею полудревесных растений. И. С. Михайловская (1972) отмечает обильную терминальную паренхиму в симподиально нарастающем корневище. Следовательно, можно предположить, что образование тангентальных паренхимных прослоек на границе слоев прироста вторичной ксилемы — характерный способ паренхиматизации многолетних укороченных побегов (точнее частей побегов) симподиально нарастающих растений — полукустарников (полукустарничков) и близких к ним трав. Такое предположение находит интересное подтверждение при рассмотрении этих структур с позиций функционального подхода. Обильную терминальную паренхиму связывают с избыточным оттоком ассимилятов в осенний период и запасанием их для снабжения органов во время быстрого весеннего роста, а также усиления проводящей функции (Carlquist, 2001). Следовательно, терминальная паренхима в большей степени необходима именно симподиально нарастающим растениям, верхушечная почка возобновления которых содержит только вегетативную часть побега будущего года, а генеративная часть формируется в открытом росте (Серебряков, 1952). У моноподиальных же растений благодаря специализа-

ции почек на верхушечную вегетативную и пазушные генеративные все побеги закладываются полностью до начала периода покоя.

Поскольку анатомическое строение многолетних побегов травянистых лапчаток связано с их архитектурной моделью, опосредованно возникает и его связь с условиями обитания: моноподиальные лапчатки — преимущественно растения альпийской зоны и высоких широт, а симподиальные обитают в более благоприятных условиях (Голубев, 1965). Подобным образом опосредованно и соответствие между распределением типов анатомического строения корневищ и системой рода, так как лапчатки в большинстве случаев обладают сходной морфологией вегетативных органов в пределах одной группы. Следовательно, анатомический тип строения корневищ не может быть хорошим таксономическим признаком.

Попытка классифицировать разнообразие анатомического строения многолетних побегов травянистых растений была предпринята И. С. Михайловской (1980), которая предположила возможность выделения нескольких моделей анатомического строения корневищ. И. С. Михайловская считает, что подобно архитектурным моделям, разработанным F. Halle с соавт. (Halle et al., 1978) для деревьев и модифицированным Т. И. Серебряковой (1987) для травянистых растений, такие анатомические модели должны быть конвергентными, отражающими способ формирования органа, а не систематическое положение вида. Результаты исследования многолетних побегов травянистых лапчаток подтверждают предположение И. С. Михайловской, более того, типы анатомического строения корневищ оказались связаны с архитектурными признаками побеговой системы. Вероятно, по мере накопления данных возможно выделение анатомо-морфологических архитектурных моделей. При этом черты анатомического строения корневищ часто сходны с таковыми многолетних побегов растений-подушек и полудревесных растений, и, следовательно, сходство, обусловленное многолетним развитием, запасающей функцией и снижением опорной нагрузки, играет для анатомического строения побега большую роль, чем разница между надземным и подземным его положением (Радкевич, 1926, 1928). Таким образом, специфика строения многолетних побегов травянистых растений и близких к ним форм в наибольшей степени определяется особенностями их архитектуры, в том числе динамикой ее развития.

Выводы

Анатомическое строение корневищ травянистых видов рода *Potentilla* демонстрирует широкое разнообразие, в пределах которого возможно выделить 5 типов, связанных с моделями побегообразования лапчаток. По сравнению с многолетними побегами древесных представителей рода *Potentilla* для корневищ травянистых лапчаток характерно повышенное содержание паренхимных элементов, отражающее специализацию многолетнего побега как запасающего органа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимухамедова С. Партикуляция полыни туркестанской и раскидистой // Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент, 1973. С. 22—25.

Ахадова М. К. Анатомическое строение стеблей эспарцета ферганского и хорсанского // Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент, 1973. С. 35—41.

Барыкин Р. П., Гуланян Т. А., Клычкова Т. В. Онтоморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L. I. *P. tenuifolia* L. // Вестн. МГУ. 1976. № 2. С. 32—39.

Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Уч. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1940. Т. 14. № 4. С. 48—158.

Василевская В. К. О некоторых корреляциях в строении растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. 1962. № 19. С. 3—16.

Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблемы их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. Тр. МОИП. 1976. Т. 42. С. 55—130.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Житков В. С. Морфобиологические особенности монокарпических побегов у лапчаток (род *Potentilla* L.) // Докл. ТСХА. 1972. Вып. 18. С. 243—249.

Колищук В. Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1029—1042.

Кондратьева-Мельвиль Е. А. Взаимосвязи в развитии побега и корневой системы однолетнего двудольного растения // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1321—1330.

Макарова О. А. Влияние влажности почвы на анатомическую структуру корневищ черноголовки обыкновенной и вероники дубравной // Взаимодействие между компонентами экологических систем. Казань, 1985. С. 82—94.

Михайловская И. С. Возрастные анатомо-морфологические изменения подземных органов желтой люцерны (*Medicago falcata* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 1. С. 88—102.

Михайловская И. С. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1980. С. 141—161.

Михайловская И. С., *Тихонова В. Л.* К определению возраста лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Rausch.) // Науч. докл. высш. шк., биол. науки. 1971. № 7. С. 66—69.

Михайловская И. С., *Федотова Т. А.* Анатомическая структура корневища *Potentilla alba* L. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 2. С. 99—108.

Новрузова З. А. Водопроводящий комплекс древесных и кустарниковых растений в связи с экологией. Баку, 1968. 229 с.

Пошкурлат А. П. Изменение морфологических признаков с возрастом у лапчатки прямостоячей — *Potentilla erecta* (L.) Hampe. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63. Вып. 3. С. 113—126.

Радкевич О. Н. Развитие склеренхимы в осевых органах средне-азиатских гелофитов // Бюл. САГУ. Ташкент, 1926. № 14. С. 145—160.

Радкевич О. Н. Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии // Изв. Гл. Бот. сада АН СССР. М., 1928. С. 420—450.

Радкевич О. Н., *Шубина Л. Н.* Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала // Тр. САГУ. Сер. VIII-b, ботаника. Вып. 25. С. 3—21.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

Саидов Д. К., *Ниязов Б. Н.* Влияние возраста туркестанского мыльного корня на анатомическую структуру его корней и локализацию в них сапонинов // Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент, 1973. С. 47—51.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 365 с.

Серебряков И. Г., *Серебрякова Т. И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67—81.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 3—19.

Серебрякова Т. И., *Павлова Н. Р.* Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 154—167.

Серебрякова Т. И., *Петухова Л. В.* «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 51—65.

Соколова-Доманская Н. П. Онтогенез травянистых лапчаток // Докл. ТСХА. 1965. Вып. 102. С. 515—520.

Терпило Н. И. Анатомический атлас лекарственных растений. 2-е изд. Киев, 1961. 363 с.

Федоров А. А., *Кирпичников М. Э.*, *Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений: стебель и корень. М.; Л., 1962. 352 с.

Федотова Т. А. Корреляции в развитии листьев и деятельности камбия зимнезеленого растения *Potentilla alba* L. // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 5. С. 629—643.

Фокина А. Г. Сравнительно-анатомическое исследование некоторых видов лапчаток // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск, 1980. С. 101—108.

Шафранова Л. М. О некоторых возможных путях перехода от кустарников к травам на примере рода *Potentilla* L. s. l. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. Вып. 7. С. 70—76.

Шафранова Л. М. Анатомическая структура побегов *Potentilla fruticosa*, *P. parvifolia* и *P. bifurca* в связи с переходом от кустарников к травам у лапчаток (*Potentilla* L. s. l.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. № 1. С. 140—154.

Шафранова Л. М. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 30 с.
Юзепчук С. В. Род *Potentilla* L. // Флора СССР. 1941. Т. 10. С. 81—223.
Carlquist S. Wood anatomy of *Calyceraceae* and *Valerianaceae*, with comments on aberrant perfloration plates in predominantly herbaceous groups of dicotyledona. Aliso. 1983. Vol. 10. P. 413—425.
Carlquist S. Comparative wood anatomy. 2nd ed. Berlin and Heidelberg, 2001. 600 p.
Carlquist S., Eckhart V. M. Wood anatomy of *Hydrophyllaceae.* II. Genera other than *Eriodictyon*, with comments on parenchyma bands containing vessels with large pits // Aliso. 1984. Vol. 10. P. 527—546.
Constantin J. Etude compare des tiges aeriennes et souterraines des dicotyledones. Ann. Sci. nat. 1883. Bot. Ser. 6. Vol. 16. P. 5—176. (Fr.).
Eames A. J. On the origin of the herbaceous type in the angiosperms // Ann. Bot. 1911. Vol. 25. P. 214—224.
Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Heidelberg, 1978. 441 p.
Jost L. Zerkluftunden in Rizomen und Wurzeln. Leipzig, 1890. 26 p.
Leth M. Cladistic analysis of the data published in «Monographie der Gattung *Potentilla*» by T. Wolf // Proceeding Estonian Acad. Sci. Biol. 1996. Vol. 45. P. 171—180.
Rugina R., Toma C. Recherches histo-anatomiques sur quelques plantes medicinales. III. *Rosaceae.* Anal. stiint. Univ. A. I. Cuza. Sec. IIa. 1991. Vol. 37. P. 43—54. (Fr.).
Soják J. Notes on Potentilla. IV. Classification of Wolf's group «*Potentilla trichocarpae*» // Candella. 1987. Vol. 42. P. 491—500.
Wolf T. Monographie der Gattung *Potentilla* // Biblioteca Botanica. 1908. Hf. 71. 482 p.

SUMMARY

Anatomical structure of perennial underground shoots (rhizomes) of 20 herbaceous species of *Potentilla* of different architectural models, habitats, and systematic position within the genus was studied by light microscope. The rhizome anatomical structure is various in the genus *Potentilla*, and 5 types of the structure were distinguished: continuous (2 species), dissected (13), dissected with the tangential parenchyma bands (3), falciform (1), pseudovascular (1). Correlations between these types and the architectural models of shoot system were revealed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9

© Н. А. Бондаренко,[1] С. И. Генкал[2]

О НАХОДКЕ БАЙКАЛЬСКИХ ЭНДЕМИЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ГОРНЫХ ОЗЕРАХ ЗАБАЙКАЛЬЯ

N. A. BONDARENKO, S. I. GENKAL. ON THE RECORDS OF LAKE BAIKAL ENDEMIC ALGAE IN MOUNTAIN LAKES OF ZABAIKALYE

[1] Лимнологический институт СО РАН
664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
E-mail: evs@lin.irk.ru
[2] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 28.04.2004
Окончательный вариант получен 09.03.2005

Приведены результаты электронно-микроскопического изучения *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim. (*A. skvortzowii* Edlund, Stoermer et Taylor), *Cyclotella baicalensis* Skv., *C. minuta* (Skv.) Ant., *Stephanodiscus meyeri* Genkal et Popovsk. из фитопланктона ряда горных озер Забайкалья. Показано сходство по морфологическим признакам, включая и элементы тонкой структуры этих форм с байкальскими. Обсуждается гипотеза, объясняющая нахождение эндемиков Байкала за его пределами. В прошлом они имели более обширный ареал и сохранились в горных озерах Байкальской рифтовой зоны благодаря определенным особенностям биологии.
Ключевые слова: *Bacillariophyta*, фитопланктон, эндемики, Байкал, горные озера Забайкалья.

Вопрос о нахождении байкальских организмов в других, достаточно удаленных от Байкала, озерах обсуждается в литературе давно. Существуют несколько объяснений этого явления. Как считал А. Е. Томилов (1954), озера Забайкалья, расположенные в бассейне Витима и Олёкмы — двух притоков реки Лены, — имеют сходный генезис котловин. По его мнению, наличие в составе фауны некоторых из них байкальских элементов и реликтовых форм указывает на то, что озера как водоемы существовали до ледникового периода и в межледниковые времена, или же в более позднее время, предшествующее современному, они были связаны с другими крупными бассейнами. В нескольких крупных озерах Забайкалья, в том числе и в исследованном нами оз. Орон, была найдена байкальская полихета *Manajunkia baicalensis* Nusbaum[1] (Кожов, Томилов, 1949; Томилов, 1954). Эта находка, по мнению Томилова (1954), свидетельствует о существовании в прошлом цепи гигантских озер во впадинах байкальского типа, в которых была распространена байкальская фауна, если не в полном объеме, то, очевидно, отдельными видами, проникавшими из Байкала. М. М. Кожов (1972) также считал, что горные озера Забайкалья, заполняющие впадины байкальской системы, представляли собою в прошлом единое це-

[1] По последним данным (Рожкова и др., 1999), полихеты, обитающие на каменистом грунте оз. Леприндо, наиболее близки к эндемичному байкальскому виду *M. zenkewitschi* Sitn., а не *M. baicalensis*.

лое, во всяком случае, были тесно связаны друг с другом через короткие речные пути. Он относил их к наследникам вод и фауны древнего байкальского многоозерья (Кожов, 1950). Как считал Томилов (1954), нахождение байкальской полихеты именно в глубоких озерах системы тектонических впадин байкальского типа не может быть случайностью, поскольку нигде в других исследованных озерах Прибайкалья и Забайкалья она не обнаружена. В оз. Орон, занимающем обособленное положение по отношению к системе тектонических впадин байкальского типа, байкальская полихета могла проникнуть позднее, с одной стороны, из оз. Леприндокан вниз по течению рек Куанды и Витима, с другой стороны — из Баунтовских озер по рекам Ципе и Витиму. Оледенение оказало сильное влияние на формирование гидрофауны Олёкмо-Витимской горной страны, как и в других горных районах Азии. Байкальская полихета вряд ли могла проникнуть в озера Леприндокан, Леприндо и Даватчан в современное и в ледниковое время. Такое распространение байкальских элементов происходило, по-видимому, в конце неогена—начале четвертичного периода по системе стока, направленного в сторону р. Лены через древние озера Баргузинское, Ципинское, Муйское, Верхне-Чарское (Кожов, Томилов, 1949).

По мнению Г. Л. Карасева (1987), анализ геологических и биологических материалов не подтверждает предположения М. М. Кожова (1962) и В. В. Ламакина (1965) о существовании стока из Байкала в Баргузин—Ципу—Витим—Лену и распространении таким образом «байкальской» гидрофауны в озерах бассейна Витима. Представление о трансгрессии вод Байкала в Забайкалье и образовании обширного «забайкальского многоозерья» опровергается Н. А. Флоренсовым (1960), который показал, что значительного подъема уровня Байкала и соответственно трансгрессии его вод по рекам в Забайкалье не было. Следовательно, значительная часть так называемой байкальской гидрофауны была общерифтовой (Карасев, 1987). В последующем она сохранилась в большей степени в Байкале (экологически более разнообразном) и в меньшей степени в остаточных окраинных озерах рифтовой зоны. В неогене, до эпохи резкого поднятия околобайкальских хребтов, на водораздельной возвышенности Олёкмо-Витимской горной страны располагался древний озерный район со стоком как в сторону палео-Байкала через палео-Баргузин, так и в палеобассейны Витима и Олёкмы. Неогеновые и частью четвертичные водораздельные озера нагорья характеризовались полноводностью (до 200 м), имели разнообразные автохтонные флору и фауну. Как полагает автор, нет основания считать, что все «байкальские» виды, обитающие вне Байкала, образовались в самом Байкале и расселились из него. Эти формы (*Manajunkia*, *Asellus*, *Coregonus*) и их ближайшие предки обитали по всей сибирской части Байкальского рифта еще до образования собственно Байкала. Отсюда они и расселились. В четвертичном периоде остатки гидрофауны горного пояса оказались изолированными в отдельных водоемах-рефугиях, сохранивших часть экологических условий прошлых эпох. В этих водоемах-реликтах сохраняются наиболее пластичные или, наоборот, узкоспециализированные третичные гидробионты. Забайкалье — единственный в нашей стране (и всей Азии) регион, где благодаря природным условиям зоны Байкальского рифта сохранились неогеновые реликтовые виды весенне-нерестующих сиговых.

О находках динофитовых из рода *Gymnodinium*, считавшихся эндемиками Байкала, в планктоне крупных озер Куандо-Чарской системы в Забайкалье сообщалось ранее (Рожкова и др., 2000). Известны находки эндемичных видов *Cyclotella* и *Melosira* из диатомовых в плиоценовой флоре Тункинской котловины, Прибайкалье (Черемисинова, 1966, 1968, 1973), в неогеновых отложениях Тункинской котло-

вины и в Забайкалье (Попова и др., 1989; Черняева и др., 2000; Черняева, Моисеева, 2003, и др.), а также в современном планктоне оз. Хубсугул в Монголии (Кожова и др., 1977). В последней публикации в списке планктонных водорослей под знаком вопроса приведены два эндемика Байкала: *Cyclotella minuta* и *Aulacoseira baicalensis*. Электронно-микроскопические исследования подтвердили наличие в оз. Хубсугул трех байкальских эндемиков: *A. baicalensis*, *C. baicalensis* и *C. minuta* (Генкал и др., в печати).

Результаты электронно-микроскопического изучения планктонных диатомовых горных озер Забайкалья, расположенных в бассейне Лены, приведены в ряде статей (Генкал, Бондаренко, 2001, 2004). До этого имелись лишь краткие сообщения о сетных формах пеннатных диатомовых оз. Орон (Шульга, 1953; Томилов, 1954) и сведения о количестве таксонов альгофлоры этого озера без приведения видового списка (Русанов, 2001; Толчин, Зиновьев, 2001).

Целью настоящей работы является изучение морфологических особенностей форм из горных озер Забайкалья, сходных с байкальскими эндемиками, и обсуждение возможных причин появления их вне Байкала.

Материал и методика

Сетные и батометрические пробы фитопланктона (табл. 1) фиксировали раствором Утермеля, концентрировали отстойным методом и предварительно просматривали в камере объемом 0.1 мл, в двойной повторности в световом микроскопе «Pereval» при увеличении ×720 и ×1200. Пробы с достаточным количеством вегетирующих водорослей, содержащих хлоропласты (более 5 тыс. кл./л), использовали для электронно-микроскопического исследования. Освобождение клеток от органической части проводилось методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей изучали в СЭМ «JSM-25 S».

У исследованных озер есть общее не только в географии, но и в происхождении. Расположены они на севере и северо-востоке Саяно-Байкальского станового нагорья, начиная от Северо-Байкальского нагорья (оз. Соли и каскад Огиендо) до хребтов Кодар и Удокан (см. рисунок). Озера каскада Огиендо принадлежат бассейну притока Лены р. Чаи; Соли — к бассейну притока Витима р. Мамы. Они находятся на территории Бурятии. Оз. Орон расположено в 1 км от Витима, соединено с рекой протокой шириной около 600 м (Томилов, 1954; Калашников, 1978). Один приток озера, р. Сыгыкта, берет начало на хр. Кодар, другой — р. Култушная — на Северо-Муйском хр. Система озер р. Амалык находится в пределах Иркутской обл., недалеко от Орона. Каскад Кирялта, озера Камканда и Токко расположены в бассейне притоков р. Олёкмы, на территории Читинской обл. и Якутии. Размеры озер и их максимальная глуина, приведенные в табл. 1, взяты из литературных источников (Кожов, 1950; Томилов, 1954; Алексеев и др., 1999). Для большинства озер зарегистрированы паводковые колебания уровня до 1 м. Все озера сточные или проточные: Соли, Токко, Камканда дают начало рекам, а каскады Огиендо, Кирялта, Амалык соединены поверхностными водотоками с перепадами высот от 40 до 180 м.

В окружающем пространстве Саяно-Байкальское становое нагорье обособлено достаточно четко и представляет собой гигантский S-образный пояс протяженностью свыше 2500 км (Нагорья..., 1974). В его состав целиком входит морфоструктурный комплекс Байкальской рифтовой зоны. В формировании современного рельефа Саяно-Байкальского станового нагорья значительную роль сыграли

ТАБЛИЦА 1

Сезон отбора проб и параметры исследованных озер

	Огиендо*	Соли	Амалык*
Сезон отбора проб	Июнь 1997 г. (озеро покрыто льдом), июль 1999 г.	Июль 1999 г.	Июль 2000 г.
Высота над ур. м., м	1409—1580	938	823—860
Длина, км	0.7—0.9	4.6	0.6—0.85
Ширина, км	0.3—0.7	1.2	0.15—0.3
Глубина, м	17	52	11—17

	Орон	Камканда	Токко	Кирялта*
Сезон отбора проб	Июнь—октябрь 2000—2002 гг.	Июль 2000 г., август 2001 г.	Июль 1997 г., июль—август 1999 г., август 2001 г.	Июль 1997 и 1999 гг., август 2001 г.
Высота над ур. м., м	350	1087	1360	1316—1496
Длина, км	19	~3	1.8	0.7—3.6
Ширина, км	2.3—6.5	0.4—0.6	0.4	0.25—0.6
Глубина, м	184	32	42	34

Примечание. * Каскады водоемов, соединенные поверхностными водотоками с перепадами высот от 40 до 180 м.

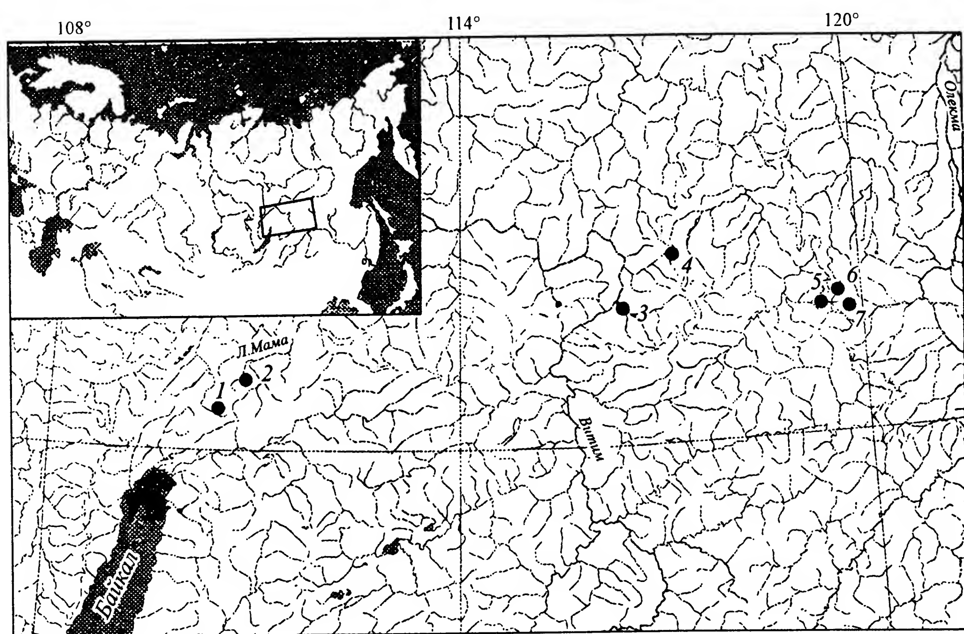


Схема расположения озер.

1 — каскад Огиендо, *2* — Соли, *3* — Орон. *4* — каскад Амалык, *5* — каскад Кирялта, *6* — Токко, *7* — Камканда

плейстоценовые оледенения и сейсмические процессы в плейстоцене и голоцене (Вдовин, 1976). Д.-Д. Б. Базаров (1986) считал, что стержневым моментом в изменениях палеоклимата региона явилось похолодание и проявление четвертичного оледенения, во время которого ледники выдвигались далеко во впадины, подпруживая крупные реки: Витим, Верхнюю Ангару, Олекму, в результате чего образовывались обширные подпорные приледниковые озера значительной глубины (более 200 м). Возникновение большинства исследованных нами озер связано с ледниковым моделированием рельефа и таянием ледников (Геология..., 1983; Еникеев, 1998). Некоторые впадины (Оронская, Токкинская) — рифтогенные, появились в переходное время между средним и поздним плейстоценом. Отложения второй половины позднего плейстоцена в них являются преимущественно ледниковыми и водно-ледниковыми. Котловины озер, расположенных в речных долинах, заложены вдоль активизированных разломов. Ледниковые отложения распространены в долинах рек Чая, Левая и Правая Мама, Витим, Олекма.

Все озера ультраолиготрофные, с относительно низкими температурами и высоким содержанием кислорода, покрыты льдом 8—9 мес в году. Вскрытие озер ото льда происходит чаще всего в первой—второй декадах июня, ледостав — в октябре. Температура воды повышается до конца первой—начала второй декады августа, после чего наблюдается ее устойчивое понижение.

Результаты и их обсуждение

Все известные байкальские планктонные эндемики из отдела *Bacillariophyta* были обнаружены нами в семи озерах (табл. 2) из исследованных тридцати. Здесь следует отметить, что спорообразующая форма *Aulacoseira islandica* из Байкала была выделена в новый вид — *A. skvortzowii* (Edlund et al., 1996). В литературе пока нет сведений о нахождении этого вида в других водоемах, хотя спорообразующая форма *A. islandica* была обнаружена и в оз. Ханка (Приморский край) (Скворцов, 1929; Генкал, Щур, 2000). Вопрос о систематическом положении этой формы требует дополнительного изучения (Поповская и др., 2002). Поэтому мы включили ее в список эндемиков под названием *A. islandica*. Кроме того, согласно современным представлениям, все описанные ранее внутривидовые таксоны *A. baicalensis*, *Cyclotella baicalensis* и *C. minuta* сведены в синонимику (Поповская и др., 2002). Что касается *Stephanodiscus meyeri*, то ранее по свето-микроскопическим данным этот вид в Байкале относили к *Melosira binderana* Kütz., который был переведен в род *Stephanodiscus*. По электронно-микроскопическим данным была выявлена отличная от типовой новая разновидность — *S. binderanus* var. *baicalensis* Popovsk. et Genkal (Генкал, Поповская, 1990). Позднее эта разновидность была переведена в ранг вида под названием *S. meyeri* (Поповская и др., 2002). Весь комплекс байкальских эндемиков зафиксирован в оз. Огиендо (табл. 2), при этом наибольшее число створок в препарате отмечено для *S. meyeri* и *C. minuta* (табл. 3). В оз. Соли отмечено 4 эндемика, в озерах Амалык, Камканда, Токко — по 3, каскаде Кирялта — 2 и в оз. Орон — 1 (табл. 2). *S. meyeri* и *C. minuta* наиболее обильны в оз. Огиендо (табл. 3). *A. baicalensis* был отмечен единично только в Токко и Огиендо (табл. 3), что связано, вероятно, со временем отбора проб (табл. 1). В Байкале последний вид вегетирует в весенний период, в то время как *C. minuta* встречается круглый год с максимумом развития осенью (Поповская и др., 2002). Самое широкое распространение в исследованных водоемах имеет *A. baicalensis* (табл. 2), наибольшее обилие которого было зафиксировано в оз. Соли (табл. 3). *A. islandica* был найден в пяти

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость байкальских эндемиков в исследованных озерах

	Огиендо	Соли	Амалык	Орон	Камканда	Токко	Кирялта
Aulacoseira baicalensis	+	+	+		+	+	+
A. islandica (вегетативные клетки)	+	+	+		+		+
A. islandica (споры)	+	+			+		
Cyclotella baicalensis	+					+	
C. minuta	+		+			+	
Stephanodiscus meyeri	+	+		+	+		

ТАБЛИЦА 3

Диапазон изменчивости морфологических признаков изученных видов

Признаки	Озера							Диагноз*
	Токко	Камканда	Амалык	Огиендо	Кирялта	Соли	Орон	
Aulacoseira baicalensis								
Диаметр створки, мкм	12.6—30.0	17.7	17.3—22.2	13.3—20	14—18.6	11.3—18		6—37
Высота створки, мкм	18.8—40	17.7	18.6—43.5	22.2—53.3	25.5—28	25.3—68.8		10—72
Число рядов ареол на загибе створки в 10 мкм	7—8	8	6—9	6—8	8	7—0		6.5—11
Число ареол в 10 мкм ряда	5—7	6	5—7	4—6	4—6	3—6		3—13
Число обнаруженных створок	3	1	4	3	6	27		
A. islandica (вегетативные клетки)								
Диаметр створки, мкм			12.8	11—13.5		12.1—20		3—28
Высота створки, мкм			13.5	10.7—20		12.1—25		4—30
Число рядов ареол на загибе створки в 10 мкм			14	12—14		9—12		9—18.3
Число ареол в 10 мкм ряда			16	12—18		11—13		11—26
Число обнаруженных створок			1	3		3		

				A. islandica (споры)				
Диаметр створки, мкм		7.7—14.16		12.8		9.2		5—18.7
Высота створки, мкм		10—17.8		17.1		17.1		10.3—24.2
Число рядов ареол на загибе створки в 10 мкм		12—16		12		12		10.8—16.5
Число ареол в 10 мкм		14—16		14		14		12—17
Число обнаруженных створок		5		1		1		
				Cyclotella baicalensis				
Диаметр створки, мкм	77.7			Около 100				44—150
Число штрихов в 10 мкм	11							7—12
Число центральных выростов	24			>50				15—160
Наличие шипов	Отсутствуют							Отсутствуют
Число обнаруженных створок	1			1				
				C. minuta				
Диаметр створки, мкм	21.2—58.8		46.6	17.8—40				7—60
Число штрихов в 10 мкм	10—13		10	10—14				9—16
Число центральных выростов	6—24		16	1—9				1—30
Наличие шипов	+			+				+
Число обнаруженных створок	6		1	8				
				Stephanodiscus meyeri				
Диаметр створки, мкм		7.7—11.4		8.8—10.9		9.4	11.3	7.5—12.3
Число штрихов в 10 мкм		10—12		10—12		12	10	12—14
Число ареол на конце штриха		2		2—3			2	2—3
Число отростков у шипов		3—5		3—5		5	3—5	5
Число обнаруженных створок в препарате		9		12		1	2	

Примечание. * Диагностические данные взяты из работы Г. И. Поповской с соавт. (2002).

озерах — Огиендо, Соли, Камканда, Кирялта и Амалык, в трех первых были отмечены и споры (табл. 2). Наибольшее число последних зафиксировано в оз. Камканда (табл. 3).

Морфологические признаки, включая и элементы тонкой структуры панциря (форма шипов, строение и расположение краевых и двугубых выростов, ареол, альвеол, вставочных ободков) найденных видов (табл. 3, табл. I—IV) полностью соответствуют диагнозам (Поповская и др., 2002; Генкал, Поповская, 1990, 1991; Likhoshway et al., 1992; Babanazarova et al., 1996; Edlund et al., 1996). Исключение составляет *S. meyeri*, для которого зафиксированы несколько меньшие значения числа штрихов в 10 мкм и отростков у шипов (табл. 3). Первое отклонение может быть связано с географической изменчивостью. Что касается отростков шипов, то у байкальских форм этого вида также встречаются створки с шипами, которые имеют и 3, и 4 отростка (Поповская и др., 2002 : табл. II, *1—3*).

Проблема эндемизма байкальских водорослей, доминирующих в современном планктоне озера, обсуждается в литературе давно. Первоначально вид *A. baicalensis* считался эндемиком Байкала. После того как в литературе появились сообщения о находках этой водоросли в ископаемом состоянии в осадках оз. Медвежьего в Московской обл. (Вертебная, 1928; Wertebnaya, 1929), К. И. Мейером (1930) был поставлен вопрос о ее реликтовости. Все последующие указания *A. baicalensis* в живом состоянии в других водоемах оказывались ошибочными. А. П. Скабичевский (1960) считал, что заслуживает внимания только сообщение Б. В. Скворцова (Skvortzov, 1937) о нахождении *A. baicalensis* в оз. Далай-Нор в восточной части Северной Маньчжурии. Он писал о том, что, если сообщение Б. В. Скворцова подтвердится, то взгляд на *A. baicalensis* как на реликтовый эндемик, в прошлом имевший более широкое распространение, в корне изменится. Следует отметить статью о находке в глубоких слоях донных отложений американского оз. Вашингтон створок водоросли, очень сходных с *A. baicalensis* (Abella, 1988). Автор отнес найденную форму к разновидности *A. baicalensis*. И, наконец, в недавних работах сообщается о молодости современных планктонных эндемичных видов Байкала, среди которых *A. baicalensis* возник в озере, по одним данным, 122 тыс. лет назад (Хурсевич и др., 2001), по другим — 107 тыс. лет назад (Grachev et al., 1998).

Несколько противоречат последнему выводу результаты других авторов. При исследовании миоценовых отложений Байкальской рифтовой зоны, расположенных в Тункинской котловине (юго-запад Прибайкалья), Е. В. Лихошвай с соавт. (1997) описали несколько представителей рода *Aulacoseira*, которые по строению ареол, частоте их расположения и форме шипов имеют сходство с *A. baicalensis*. Судя по приведенным микрофотографиям, диаметр створки и высота ее загиба также соответствуют диагнозу этого вида (Лихошвай и др., 1997 : фиг. 49—52). Поскольку такие створки встречались в исследованном материале крайне редко, точная их идентификация оказалась невозможной, но, по мнению авторов, эти формы могли быть исходными для формирования вида. В плиоценовых отложениях Байкала также обнаружены створки *Aulacoseira*, сходные с *A. baicalensis* (Лихошвай, 2004).

Е. В. Лихошвай с соавт. (1997) описали из миоценовых отложений Тункинской котловины новый вид — *Cyclotella tuncaica* Nikiteeva, Likhoshway et Pomazkina, который, по мнению авторов, возможно, ранее принимали за *C. minuta* (= *C. baicalensis* f. *minuta* Skv.), поскольку в СМ они очень сходны. *C. baicalensis* авторами не отмечен, хотя, по данным Г. П. Черняевой (Попова и др., 1989), этот вид в массе встречался в отложениях Тункинской котловины начиная со средне-верхнего миоцена. По диаметру створки (50—130 мкм) его трудно спутать с *C. minuta* (10—20 мкм) (Определитель..., 1951) или *C. tuncaica* (11—40 мкм). В плиоценовых

отложениях Тункинской котловины в массе отмечены *C. baicalensis* f. *baicalensis*, *C. baicalensis* f. *ornata* Skv. и C. *baicalensis* f. *minuta* (Черемисинова, 1968, 1973).

В плейстоценовых отложениях Верхнеангарской впадины (северо-восточная часть Байкальской рифтовой зоны) обнаружены створки байкальских эндемиков *A. baicalensis*, *C. baicalensis*, *C. minuta*, присутствие которых объясняется неоднократной трансгрессией вод Байкала во впадину (Кульчицкий и др., 1993). Исследования, проведенные на Витимском плоскогорье (в центральной, южной и северной частях долины р. Амалат), позволили выявить отложения крупных глубоких озер, прошедших в своей истории неоднократное наполнение и спуск вод (Черняева и др., 2000). В осадках этих древних озер обнаружены богатые диатомовые комплексы, в составе которых доминируют не только вымершие, но и современные планктонные виды. Изменения в составе в большей степени количественные, чем качественные, и отражают неоднократные колебания климата, перестройки гидросети в результате вулканической деятельности, и, как следствие, гидрологической обстановки в самих водоемах: характер котловин, глубина, величина водного зеркала, температурный режим, минерализация и т. д. Выделяются периоды расцвета и деградации диатомовых. При изучении скважины в районе оз. Мухал в осадках в массе отмечен *A. baicalensis*, не обнаруженный в осадках южной долины. Вероятно, в прошлом вид развивался в крупных водоемах Забайкалья и в озерах на месте современного Байкала и в дальнейшем исчез на большей части своего ареала, сохранившись только в Байкале.

В желобе Байкальского рифта в юго-западном окончании Муяканской впадины, расположенной между Верхнеангарской и Муйско-Куандинской впадинами, в окрестностях пос. Северомуйск найдены древние озерные отложения, сформированные до максимального оледенения. В них содержатся створки современных диатомовых, в частности, байкальских эндемиков: *A. baicalensis*, *C baicalensis*, *Cyclotella* aff. *minuta*, а также *Aulacoseira* aff. *islandica* ssp. *helvetica* (O. Müll.) Sim., и споры видов *Aulacoseira* (Кульчицкий и др., 1993). Судя по присутствию байкальских эндемиков, занимающих доминирующее положение, авторы предположили, что северомуйский палеоводоем имел значительную глубину и относительно низкую температуру воды. Отсутствие в комплексе экзотических диатомовых, а также пыльцы теплолюбивых растений и наличие в скважинах линзы голубоватых ленточных ледниково-озерных алевритов говорит в пользу их предположения, что северомуйское палеоозеро существовало после неогена, но до эпохи максимального плейстоценового оледенения. Как считают А. А. Кульчицкий с соавт. (1993), байкальские эндемичные формы диатомовых ранее были распространены в озерах Прибайкалья, откуда они проникли в Байкал и озера желоба рифтовой зоны. Сложившиеся впоследствии в Байкале благоприятные для их обитания условия способствовали сохранению этих видов в качестве байкальских эндемиков.

Анализ отложений Чарской впадины (Забайкалье, северо-восток Байкальской рифтовой зоны) позволил Г. П. Черняевой и А. И. Моисеевой (2003) выявить диатомовые комплексы длительно существовавших, но временами исчезавших озер (или озера). В комплексах верхнего миоцена—начала плиоцена в палеоозере наряду с другими представителями *Aulacoseira* встречается вид, отнесенный авторами к *Aulacoseira* aff. *baicalensis*. Все предыдущие и данная находка позволили авторам сделать предположение о том, что расселение *A. baicalensis* по озерам Восточной Сибири началось не с оз. Байкал, а из озер Забайкалья, существовавших в неогене на Витимском плоскогорье, где вид встречен в отложениях, датированных средним и средне-поздним миоценом. Таким образом, как полагают авторы, *A. baicalensis* нецелесообразно относить к эндемикам Байкала.

Проведенные нами исследования подтверждают этот вывод и предположение А. П. Скабичевского (1960) о том, что *A. baicalensis* или(и) ее близкородственные формы имели в прошлом обширный ареал, включая Северную Америку, Европу и Дальний Восток. В настоящее время эта реликтовая водоросль, так же как и другие перечисленные выше планктонные диатомовые, обитают кроме Байкала еще и в горных водоемах Забайкалья, расположенных на севере и северо-востоке Байкальской рифтовой зоны, начиная от Северо-Байкальского нагорья до хребтов Кодар и Удокан. Три представителя обнаружены на юго-западе рифтовой зоны, в оз. Хубсугул (Генкал и др., в печати). Причем *A. baicalensis* и спорообразующая форма *A. islandica* наиболее широко распространены в регионе. Почему именно эти виды сумели здесь сохраниться при всех изменениях климата и геологической обстановки? На наш взгляд, одним из объяснений могут служить особенности биологии их современных представителей. Они являются меропланктонными: после вегетации в толще воды образуют покоящуюся стадию на дне озера, где способны сохраняться длительное время. Это ледовые организмы, часть жизненного цикла которых протекает в межкристаллической ледовой воде. Здесь происходит интенсивное размножение водорослей, которое недавно было описано для байкальских видов *Aulacoseira* (Оболкина и др., 2000; Бондаренко, 2002) и ранее для *A. islandica*, обитающего в р. Амур (Юрьев, Лебедев, 1988). При таянии льдов накопленная масса поступает в толщу воды и служит «семенем» для развития планктона. Ледовая фаза жизненного цикла видов *Aulacoseira* — крайне интересное явление, говорящее о возможной причине выживания именно их в определенном типе озер Восточной Сибири: все озера либо достаточно глубокие (от 14 до 184 м), либо соединены поверхностными водотоками, т. е. имеют большие скорости течения. Размножение в ледовой воде трех остальных представителей нами не зарегистрировано, но они также являются меропланктонными и, поднявшись в верхний слой воды осенью, могут сохраняться во льду до весны. Таким образом, именно лед мог сыграть основную роль в сохранении водорослей в озерах во время плиоцен-плейстоценовых оледенений.

Высокогорные озера Прибайкалья и Забайкалья в настоящее время служат своеобразными рефугиумами для видов, широко распространенных в прошлые геологические эпохи. Как пример реликтов, кроме рассмотренных водорослей, можно привести еще и другую диатомовую — *Pliocaenicus costatus* (Log., Lupik. et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina, которая в древности обитала от Европы до Камчатки (Flower et al., 1998). В вегетирующем состоянии она найдена только в Байкале и небольших водоемах вокруг него, а также в оз. Эльгыгытгын на Чукотке (Скабичевский, 1960; Антипова, Шульга, 1964; Flower et al., 1998; Генкал и др., 2001). К аналогичному выводу пришли и исследователи высшей наземной растительности региона: длительное влияние на растительность низких температур, орографическая и экологическая изоляция отдельных межгорных понижений и высокогорий, возникшая во время неоген—плейстоценового тектогенеза, способствовали формированию большого числа неоэндемиков и сохранению реликтов в высокогорной флоре (Предбайкалье..., 1965; Пешкова, 2001).

Благодарности

Авторы благодарны В. П. Самусенку и А. Н. Матвееву за помощь при сборе материала; В. Г. Сиделевой и Н. В. Кулагиной за полезную дискуссию в ходе подготовки статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Федеральной целевой программы «Интеграция» № Э 185.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С. С., Булдыгеров В. В., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (*Salmonidae*) в Забайкалье // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 48—56.

Антипова Н. Л., Шульга Е. Л. Некоторые данные о планктоне озер Большое Леприндо и Лепринлокан в подледный период // Сб. кратких сообщ. и докл. о науч. работе по биологии и почвоведению. Приложение к отчету о научно-исследовательской работе за 1962 год. Иркутск, 1964. С. 3—5.

Базаров Д.-Д. Б. Кайнозой Прибайкалья и Западного Забайкалья. Новосибирск, 1986. 179 с.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М., 1975. С. 87—90.

Бондаренко Н. А. Особенности биологии водорослей рода *Aulacoseira* на примере его байкальских представителей // VIII школа диатомологов России и стран СНГ «Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей». Тез. докл. Борок, 2002. С. 10—11.

Вдовин В. В. Основные этапы развития рельефа. М., 1976. 267 с.

Вертебная П. И. О реликтовой флоре водорослей в среднерусских озерных отложениях // Дневн. Всесоюз. съезда ботан. в Ленинграде в янв. 1928 г. Л., 1928. С. 124—133.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Материалы к флоре водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) некоторых озер Прибайкалья и Забайкалья // Биол. внутр. вод. 2001. № 1. С. 3—10.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Bacillariophyta планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2004. Т. 85. № 10. С. 1588—1596.

Генкал С. И., Поповская Г. И. Новый представитель рода *Stephanodiscus* Ehr. (*S. binderanus* (Kütz.) Krieg. var. *baicalensis* Popovsk. et Genkal var. nov.) // Бот. внутр. вод. 1990. № 85. С. 27—31.

Генкал С. И., Поповская Г. И. К морфологии и экологии *Aulacosira baicalensis* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 292—293.

Генкал С. И., Щур Л. А. Новые данные к флоре *Bacillariophyta* озера Ханка (Приморский край, Россия) // Альгология. 2000. Т. 10. № 3. С. 278—281.

Генкал С. И., Поповская Г. И., Бондаренко Н. А. К морфологии и таксономии *Pliocaenicus costatus* (Log., Lupik. et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 53—64.

Генкал С. И., Поповская Г. И., Белых О. И., Фирсова А. Д. Новые и интересные диатомовые водоросли в планктоне озера Хубсугул. 1. *Centrophyceae* // Биол. внутр. вод (в печати).

Геология и сейсмичность зоны БАМ. Кайнозойские отложения и геоморфология / Под ред. Н. А. Логачева. Новосибирск, 1983. 170 с.

Еникеев Ф. И. История развития восточной части Байкальской рифтовой зоны // Видовая структура гидробиоценозов озер и рек горных территорий. Новосибирск, 1998. С. 5—20.

Калашников Ю. Е. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск, 1978. 190 с.

Карасев Г. Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск, 1987. 295 с.

Кожов М. М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск, 1950. 367 с.

Кожов М. М. Биология озера Байкал. М., 1962. 315 с.

Кожов М. М. Очерки по байкаловедению. Восточно-сибирское книжное издательство. 1972. 252 с.

Кожов М. М., Томилов А. Е. О новых находках элементов байкальской фауны вне Байкала // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. Т. 1. 1949. С. 224—227.

Кожова О. М., Загоренко Г. Ф., Ладейщикова Е. Н. Особенности фитопланктона оз. Хубсугул в межгодовом и сезонном аспектах // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13. № 5. С. 77—82.

Кульчицкий А. А., Черняева Г. П., Мишарина В. А. и др. Особенности формирования плейстоценовых отложений впадин северо-восточного фланга байкальской рифтовой зоны // Геология и полезные ископаемые Восточной Сибири. Иркутск, 1993. С. 63—66.

Ламакин В. В. По берегам и островам Байкала. М., 1965. 190 с.

Лихошвай Е. В. Эволюция диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* Thwaites в озере Байкал: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2004. 32 с.

Лихошвай Е. В., Помазкина Г. В., Никитеева Т. А. Центрические диатомовые водоросли из миоценовых отложений Байкальской рифтовой зоны (тункинская котловина) // Геология и геофизика. 1997. Т. 38. № 9. С. 1445—1452.

Мейер К. И. Материал по флоре водорослей оз. Байкал // Журн. Моск. отд. Русск. ботан. об-ва. 1930. Т. 1. С. 1—27.

Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. М., 1974. 358 с.

Оболкина Л. А., Бондаренко Н. А., Дорощенко Л. Ф. и др. О находке криофильного сообщества в озере Байкал // Докл. АН. 2000. Т. 371. № 6. С. 15—18.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М., 1951. 619 с.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск. 2001. 192 с.

Попова С. М., Мац В. Д., Черняева Г. П. и др. Палеолимнологические реконструкции. Байкальская рифтовая зона. Новосибирск, 1989. 109 с.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. Новосибирск, 2002. 168 с.

Предбайкалье и Забайкалье. М., 1965. 491 с.

Рожкова Н. А., Матвеев А. Н., Кравцова Л. С. и др. Разнообразие фауны озер Куандо-Чарской системы // Матер. конф. «Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе». Улан-Удэ. 1999. С. 121—125.

Рожкова Н. А., Кравцова Л. С., Бондаренко Н. А. и др. Биоразнообразие высокогорных озер северного Забайкалья // Матер. Междунар. конф. «Озера холодных регионов». Ч. II. Гидробиологические вопросы. Якутск, 2000. С. 152—163.

Русавнов В. В. Современное состояние гидробиоценоза озера Орон // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. об-ва. РАН. Т. 1. Калининград, 2001. С. 263—264.

Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960. 351 с.

Скворцов Б. В. Материалы по изучению водорослей Приморской губернии. Диатомовые водоросли озера Ханка // Зап. Южно-Уссурийского отд. Гос. русск. геогр. об-ва. Вып. 3. Владивосток, 1929. 76 с.

Толчин С. В., Зиновьев Е. А. Экологическая оценка оз. Орон (Витимский заповедник) // Тез. докл. Всерос. конф. Томск, 2001. С. 75—77.

Томилов А. А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны // Тр. Иркутского гос. ун-та. Т. XI. Сер. биол. Л., 1954. С. 5—86.

Флоренсов Н. А. Мезозойские и кайнозойские впадины Прибайкалья. М.; Л., 1960. 258 с.

Хурсевич Г. К., Карабанов Е. Б., Прокопенко А. А. и др. Детальная диатомовая биостратиграфия осадков озера Байкал в эпоху Брюнес и климатические факторы видообразования // Геология и геофизика. 2001. Т. 42. № 1—2. С. 108—129.

Черемисинова Е. А. К вопросу о возрасте оз. Байкал (результаты диатомового анализа отложений Тункинской котловины) // Докл. АН СССР. 1966. Т. 171. № 4. С. 948—951.

Черемисинова Е. А. Новые данные о диатомеях неогеновых отложений Прибайкалья // Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М., 1968. С. 71—74.

Черемисинова Е. А. Диатомовая флора неогеновых отложений Прибайкалья. Новосибирск, 1973. 69 с.

Черняева Г. П., Моисеева А. И. Диатомеи позднекайнозойских отложений Чарской впадины (Забайкалье) // География и природные ресурсы. 2003. № 3. С. 84—91.

Черняева Г. П., Рассказов С. В., Брандт И. С., Брандт С. Б. Палеолимнология миоценовых озер Витимского плоскогорья (Забайкалье) // Третья Верещагинская байкальская конф. Тез. докл. Иркутск, 22—27 августа 2000 г. Иркутск, 2000. С. 268.

Шульга Е. Л. О зоопланктоне озера Орон // Тр. Иркутского гос. ун-та. Т. VII. Вып. 1—2. Иркутск, 1953. С. 135—144.

Юрьев Д. Н., Лебедев Ю. М. Развитие ледового перифитона реки Амур в связи со световым фактором // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1546—1551.

Abella S. E. B. The effect of the Mt. Mazama ashfall on the planktonic diatom community of Lake Washington // Limnol. Oceanogr. 1988. Vol. 33. N 6 (I). P. 1376—1385.

Babanazarova O. V., Likhoshway Ye. V., Sherbakov D. Yu. On the morphological variability of *Aulacoseira baicalensis* and *Aulacoseira islandica* (*Bacillariophyta*) of Lake Baikal, Russia // Phycologia. 1996. Vol. 35. N 2. P. 113—123.

Edlund M. B., Stoermer E. F., Taulor C. M. Aulacoseira skvortzowii sp. nov. (*Bacillariophyta*), poorly understood diatom from Lake Baikal, Russia // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 165—175.

Flower R. J., Ozornina S. P., Kuzmina A. E., Round F. E. Pliocaenicus taxa in modern and fossil material mainly from Eastern Russia // Diatom Res. 1998. Vol. 13. N 1. P. 39—62.

Grachev M. A., Vorobyova S. S., Likhoshway E. V. et al. A high-resolution diatom record of the palaeoclimates of East Siberia for the last 2.5 My from Lake Baikal // Quart. Sci. Rev. 1998. Vol. 17. N 12. P. 1101--1106.

Likhoshway Ye. V., Yakushin A. O., Pizyr A. P., Bondarenko N. A. Fine structure of the velum and girdle bands in *Aulacoseira baicalensis* // Diatom Res. 1992. Vol. 7. N 1. P. 87—94.

Skvortzow B. W. Bottom Diatoms from Olchon gate of Baikal lake, Siberia // The Philippine journal of Science Published by the Bureau of Science, Department of Agriculture and Commerce. Manila, 1937. Vol. 62. N 3. P. 293—377.

Wertebnaja P. I. Uber eine relikte Algenflora in den Seenablagerungen Mittelrusslands // Arch. f. Hydrobiol. Stutgart, 1929. Bd 20. N 1. S. 124—133.

SUMMARY

The electron microscopic study of phytoplankton from mountain lakes of Zabaikalye (Transbaikal area) has revealed Baikal endemics from *Bacillariophyta*: *Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica* (*A. skvortzowii*), *Cyclotella baicalensis*, *C. minuta*, *Stephanodiscus meyeri*. The hypothetic cause of their existence beyond Baikal is discussed.

УДК 581.9(470.23) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 9

© М. М. Гафурова

О ФЛОРЕ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА «ВОДОЛЕЕВСКИЙ» (ЧУВАШСКАЯ РЕСПУБЛИКА)

M. M. GAFUROVA. ON THE FLORA OF THE STATE NATURE PRESERVE «VODOLEEVSKY» (CHUVASH REPUBLIC)

Главное управление природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР России
по Чувашской Республике
428024 Чебоксары, пр. Мира, 90, корп. 2
Факс +7(8352)56-43-14
E-mail: priroda@cap.ru
Поступила 06.07.2004
Окончательный вариант получен 17.02.2005

Описаны особенности ландшафта и растительности заказника «Водолеевский». Впервые приводится список сосудистых растений заказника (354 вида из 68 семейств и 218 родов). Проведен анализ флоры по жизненным формам и геоэлементам. Отмечены новые и редкие для флоры Чувашии виды растений.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, Чувашская Республика.

На правом берегу р. Волги в Чувашской Республике сохранился участок с уникальной флорой (географические координаты: 56° 07′ с. ш., 47° 51′ в. д.). Река Волга образует здесь коленообразный изгиб, меняя широтное направление течения с запада на восток на меридиональное — с севера на юг и огибает Марпосадское поднятие западной ветви южного окончания Вятского вала (Результаты..., 1948). Правобережье здесь представляет собой сильно расчлененное плато с абсолютными отметками 100—200 м. Оно составляет крайнюю северо-восточную оконечность Приволжской возвышенности, резко обрывающейся крутым уступом в сторону р. Волги. Правобережной поймы в этом месте нет. Коренной берег, подмываемый р. Волгой, сложен татарскими отложениями, лишь в районе дер. Водолеево выступают казанские отложения верхнепермского периода. Здесь по р. Волге проходит ландшафтный рубеж Русской равнины (Мильков, 1986), разделяющий зоны подтайги и лесостепи (Исаченко, 1991) и являющийся по существу «сердцевиной» бореального экотона (Коломыц и др., 1993). Прилегающая к р. Волге территория, расположенная в зоне экотона, отличается повышенным биоразнообразием. Богатство флоры и древнее происхождение растительности территории, отмеченные еще И. И. Спрыгиным (1926) и А. Д. Плетневой-Соколовой (1940), свидетельству-

ют о том, что Приволжская возвышенность никогда не покрывалась ледниками. Результаты флорогенетического и ареалогического анализов, данные почвоведения, геологии и геоморфологии, пыльцевых спектров торфяно-озерных отложений позволяют рассматривать Приволжскую возвышенность как один из центров сохранения растительности с конца третичного времени (Шаландина, 1993). Зональным типом растительности данной территории являются северные (с небольшим участием ели) широколиственные леса Среднерусской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственной области. Антропогенное воздействие привело к фрагментации лесов и росту эрозионных процессов, что вызвало исчезновение ели и пихты из состава смешанных лесов и превращение их в лиственные, захвату сообществами антропогенной лесостепи территорий Предволжья (Порфирьев, 1975). Для современного растительного покрова характерно чередование участков широколиственных лесов с массивами сельскохозяйственных земель. Распаханность земель составляет около 70 %, лесистость — менее 20 %. Своеобразие местной флоры обусловлено господством неморального комплекса с остатками горных хвойных лесов и сопутствующими им реликтовыми видами растений по мергелистым склонам и днищам оврагов.

Рассматриваемый участок расположен на крутом склоне коренного правого берега р. Волги северной и северо-восточной экспозиции с максимальной абсолютной высотой у дер. Ураково — 172.9 м. Берег р. Волги характеризуется активной и действующей овражной сетью с двумя крупнейшими оврагами, прорезывающими склон. Ложе оврагов занято мелкими ручейками, дренирующими водоносные горизонты татарских отложений. В 1996 г. здесь был образован государственный природный заказник «Ураковская колония серых цапель» орнитологического профиля, а в 1999 г. по результатам исследований он был расширен, переименован в «Водолеевский» и получил статус комплексного заказника. В настоящее время заказник «Водолеевский» (152 га) включает 3 лесных квартала и часть земель Нерядовской сельской администрации Марпосадского р-на.

Рельеф описываемого участка сформировался в результате распространенных по берегу р. Волги оползней и водной эрозии. Почва серая лесная, среднесуглинистая, в основном свежая, с небольшим плодородным слоем, под которым видны мергелистые обнажения. Наличие каменистых осыпей, небольших террас с болотистыми понижениями, глубоких оврагов, участков со смытыми и намытыми почвами, оползней способствует разнообразию и мозаичному распределению растительности. Среди нагорных дубрав здесь сохранились сообщества с участием хвойных пород и с растениями, свойственными мшистым борам. По утверждению А. Д. Плетневой-Соколовой (1952), сосна на мергелистых обнажениях крутых склонов в пределах Приволжских дубрав является реликтом сосново-березовых лесов, росших здесь до образования дубрав.

Изучение флоры заказника «Водолеевского» было начато Н. Д. Нитченко, который является инициатором его охраны. Первые сведения о растительном покрове этой территории опубликованы сравнительно недавно (Нитченко, Гафурова, 1998). Ботанические исследования проводились авторами в 1997—2004 гг. Растительность заказника представлена в основном хвойно-широколиственными (кое-где сменяющимися на осинники) и сосново-березовыми лесами, лугами, болотами, прибрежными сообществами. Участки спелого дубового и кленово-вязового снытевого леса с примесью сосны и ели сохранились в южной части заказника на склоне северо-восточной экспозиции. Первый подъярус разрежен и состоит из *Quercus robur*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Ulmus glabra*, *U. laevis* с участием *Pinus sylvestris*, *Picea abies*. Местами в ярусе A1 отмечены *Larix sibirica*, *Picea obo-*

vata. Ярус А2 сформирован *Acer platanoides*, сомкнутость крон которого достигает 0.5 балла, *Ulmus glabra* (до 0.3), *U. laevis*, *Tilia cordata* (0.1). Подлесок образован *Corylus avellana* (покрытие по шкале Браун-Бланке до 2 баллов), *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* и редким *Juniperus communis*. Местами встречаются *Acer negundo* и *A. tataricum*; последний достигает на опушке леса высоты 6 м, оба хорошо возобновляются. В травяно-кустарничковом ярусе, покрытие которого сильно варьирует, преобладает широколиственное разнотравье: *Aegopodium podagraria* (до 4 баллов), *Asarum europaeum* (до 3), *Convallaria majalis* (до 1), *Paris quadrifolia*, *Aconitum septentrionale*, *Polygonatum odoratum*, *Rubus saxatilis*. Из редких видов встречаются *Juniperus communis*, *Daphne mezereum*, *Cypripedium calceolus*, *Epipactis helleborine*. В нижних частях склона встречаются участки дубняка пойменно-ежевичного с участием в ярусе А1 *Populus nigra*, *P. balsamifera*, *Salix alba*. Ярус А2 составлен следующими видами: *Alnus glutinosa*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Acer negundo*. В подлеске отмечены *Rubus caesius*, *Caragana arborescens*, *Rosa majalis*, *Padus avium*, *Euonymus verrucosa*, *Sorbus aucuparia*, подрост *Acer platanoides* и *A. negundo*. Негустой травяно-кустарничковый покров слагают неморальные и бореальные лесные, а также луговые виды: *Asarum europaeum*, *Athyrium filix-femina*, *Pyrola rotundifolia*, *Solidago virgaurea*, *Veratrum lobelianum*, *Knautia arvensis* и др.

Вверх по течению р. Волги на более крутом каменистом склоне северной экспозиции произрастает невысокий смешанный лес со сложным древостоем возрастом до 40 лет, полнотой 0.4—0.6, с преобладанием *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*, с участием *Acer platanoides*, *Ulmus glabra* и *U. laevis*, *Tilia cordata*, *Alnus incana*, *Betula pubescens*. В редком подлеске отмечены *Sorbus aucuparia*, *Malus sylvestris*, *Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. aurita*, *S. triandra*, *Frangula alnus*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Juniperus communis*, *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa majalis*, *Berberis vulgaris*, а также хороший подрост основных пород и *Picea* sp. На склоне западнее дер. Демешкино, на площади до 5 га, в первом ярусе произрастает *Juniperus communis* высотой до 10 м, имеющий древовидную форму и образующий можжевеловый лес с подлеском из *Berberis vulgaris*, *Viburnum opulus*, *Rosa majalis*, *Lonicera xylosteum*. Травяно-кустарничковый ярус в сосново-березовых насаждениях представлен главным образом *Convallaria majalis* (покрытие до 3), *Pyrola rotundifolia*, *Primula veris*, *Rubus saxatilis* с общим проективным покрытием до 3 баллов. На крутых каменистых участках склона травянистый покров редкий или отсутствует. Крутизна склона (местами до 60°) способствует «ксерофитизации» растительности. В то же время во многих местах просачиваются грунтовые воды, увлажняя поверхность склона, покрытого зелеными мхами. Поэтому здесь возможно сочетание таких видов, как *Campanula sibirica*, *Gentiana cruciata*, *Salvia verticillata*, *Eupatorium cannabinum*, *Parnassia palustris*, *Orchis militaris*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Platanthera bifolia*, *Gymnocarpium robertianum* (Нитченко, Гафурова, 1998; Гафурова, 1999). В прибрежной полосе и местами на склоне доминирует *Alnus incana*, удерживающая берег р. Волги от боковой эрозии и оползневых явлений благодаря корневым отпрыскам. На западном склоне оврага сформировался сосняк зеленомошник. К склонам и днищам глубоких оврагов приурочены растения таежных хвойных лесов: *Picea obovata*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, а также причисляемые И. И. Спрыгиным к реликтам третичных лесов, спутникам древней сосны: *Laser trilobum*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Cystopteris fragilis*, *Maianthemum bifolium*.

Луговые ценозы варьируют от мелкотравных до высокопроизводительных в зависимости от почвенного богатства и увлажнения. Сенокосные участки с незна-

чительным уклоном в средней части склона сформированы мезофитными и ксеромезофитными разнотравно-злаковыми сообществами с преобладанием *Calamagrostis epigeios* (покрытие до 4) и других крупных злаков (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Agrostis gigantea*), а также *Centaurea jacea*, *Hypericum perforatum*, *Fragaria viridis* и др. (48 видов). Из редких видов здесь отмечены *Pedicularis kaufmannii*, *Astragalus glycyphyllos*, *Potentilla recta*, *Gentiana cruciata.* На приплакорных участках с богатыми почвами развито бурьянистое разнотравье с зарослями *Conium maculatum* высотой до 2 м. На заболоченном участке склона найдены *Equisetum scirpoides*, *Dactylorhiza incarnata*, *Gymnadenia conopsea.* Небольшое болотце зарастает видами рода *Potamogeton*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Scirpus sylvaticus.* В сырых мелкотравно-луговых сообществах со значительным участием *Equisetum pretense* произрастают *Listera ovata*, *Orchis militaris.* Растительность узкой кромки береговой песчаной отмели, подверженной колебаниям уровня воды р. Волги, и прилегающей к ней прибрежной полосы представлена влаголюбивыми и рудеральными видами. Из редких видов здесь встречается *Ononis arvensis.*

На приплакорной части и пологих участках склона имеются разновозрастные лесные культуры: *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Larix sibirica*, *Quercus robur*, *Acer negundo*, *Populus balsamifera* — с подлеском из *Caragana arborescens*, небольшим участием *Corylus avellana* и единичным возобновлением *Juniperus communis.* Травянистый покров беден и имеет незначительное покрытие, доминируют *Chelidonium majus* и *Urtica dioica.* Помимо лесных культур спорадически встречаются одичавшие интродуценты: *Larix sibirica*, *Malus domestica*, *Syringa vulgaris*, *Lonicera tatarica*, *Aquilegia vulgaris*, *Berberis vulgaris.* Ареал последнего лежит значительно южнее, однако вид здесь хорошо акклиматизировался и успешно расселяется по всему склону. В верхней части склона на границе с дачными участками обнаружен *Anthyllis macrocephala* (Гафурова, 1999), возможно, как заносный вид.

Особая ценность территории — обилие орхидных, 3 из которых включены в «Красную книгу РСФСР» (Красная..., 1988; Гафурова, 2003). Довольно высокую активность проявляет *Cypripedium calceolus*, обитающий на свежих и влажных богатых известью почвах под пологом среднеполнотного леса по всему склону, местами выходя на опушки. *Cypripedium macranthon* произрастает на крутом участке склона (площадь около 0.2 га) в ландышево-зеленомошном сообществе среди редкой древесно-кустарниковой растительности (Нитченко, Гафурова, 1998). Это вторая находка вида в республике. Количество цветущих экземпляров в 2004 г. достигало 200. Сравнительно большую плотность дает *Orchis militaris*, произрастающий в различных биотопах: на облесенных бортах оврагов, каменистых зеленомошных участках, сыроватых лугах. Найден не отмечавшийся в республике уже более 40 лет *Epipactis atrorubens*, предпочитающий открытые участки по всему склону и представленный здесь многочисленной популяцией. На крутом мшистом борту оврага восточной экспозиции у дер. Демешкино обнаружен *Botrychium lunaria.*

Впервые для Чувашии здесь были найдены *Orchis militaris*, *Anthyllis macrocephala*, *Gymnocarpium robertianum*, *Equisetum scirpoides*, *Picea × fennica*, *Ribes scandicum.* Для большинства из них (за исключением *Picea × fennica*, *Ribes scandicum*) заказник — единственное место произрастания в республике. *Equisetum scirpoides* и *Gymnocarpium robertianum* — очень редкие в Средней России виды (Губанов и др., 2002). Редкий в Чувашии *Acer tataricum* как элемент лесостепных дубрав находится здесь на северной границе ареала (Полуяхтов, 1978). Заказник является также единственным известным в республике местом произрастания можжевелового леса, *Picea obovata*, а также полностью ассимилировавшегося в фитоценозах *Berberis vulgaris*. *Picea × fennica* представлена различными переходными формами от

P. abies до *P. obovata*, приводимыми для Чувашии З. М. Кудановой (1965). *Picea* × *fennica* указывается для Республик Марий Эл и Татарстан, *P. obovata* — для Марий Эл, Ульяновской обл. и левобережья р. Камы на территории Татарстана, *P. abies* — для Марий Эл, Ульяновской обл., Республики Мордовия и Нижегородской обл. (Аверкиев, Аверкиев, 1985; Бородина и др., 1987; Тихомиров, Силаева, 1990; Благовещенский, Раков, 1994; Абрамов, 1995; Силаева и др., 1996; Бакин и др., 2000; Плаксина, 2001).

Флора заказника представлена 354 видами сосудистых растений из 68 семейств и 218 родов, в том числе 29 видами, включенными в Красную книгу Чувашской Республики (2001). По числу видов в семействе лидируют *Asteraceae* — 40, *Poaceae* — 25, *Rosaceae* — 24, *Fabaceae* — 20, *Cyperaceae* — 16 видов, что соответствует спектру семейств прилегающей части Чувашского Приволжья. Наибольшим числом видов представлены роды *Carex* — 12, *Salix* — 9, *Veronica* — 7 видов. Видовое разнообразие луговых ценозов — 109, сосново-березовых — 101, хвойно-широколиственных — 87, прибрежных — 89, болотных — 35 видов. Четвертый класс постоянства (по пятибалльной шкале) в названных сообществах имеют *Malus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Dactylis glomerata*, третий — *Betula pendula*, *Alnus incana*, *Acer negundo*, *Berberis vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, *Primula veris*, *Gentiana cruciata*, *Orchis militaris*. По степени проективного покрытия в порядке убывания расположены *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Populus tremula*, *Betula pendula*; травы: *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*.

Спектр жизненных форм (по И. Г. Серебрякову) представлен 29 деревьями, 24 кустарниками, 3 полукустарниками, 1 кустарничком, 297 травами, в том числе многолетниками: длиннокорневищными — 66, стержнекорневыми — 55, короткокорневищными — 38, рыхлокустовыми — 17, ползучими — 12, кистекорневыми — 11, надземностолонными — 11, многолетними монокарпиками — 10, корнеотпрысковыми — 9, плотнокустовыми — 6, лиановидными и клубнеобразующими — по 5, луковичными и суккулентными — по 1; 36 однолетниками, 16 двулетниками (7 одно-двулетниками); 74 летне-зимнезелеными, 5 вечнозелеными. По среде обитания основная часть видов — наземные растения, 3 — водные, 39 — земноводные. По способу питания наряду с сапрофитами 1 — паразитный, 5 — полупаразитных видов. В структуре флоры по жизненным формам К. Раункиера (1934) преобладают гемикриптофиты (183 вида), характерные для умеренной зоны, многочисленность терофитов (37) говорит об относительной нарушенности почвенного покрова. Доля фанерофитов составляет 3, мезофанерофитов — 17, микрофанерофитов — 9, нанофанерофитов — 25, геофитов — 45, хамефитов — 21, гелофитов — 11, гидрофитов — 3 вида.

Спектр экологической приуроченности представлен примерно в равных долях лесными и луговыми видами, многие из которых являются опушечными; около 1 % водных, 11 % околоводных видов, 20 % видов сырых, 12 % — остепненных, 8% — нарушенных местообитаний. Неморальные виды преобладают над бореальными. Географический анализ флоры заказника показал, что более половины видов относятся к евро-западноазиатскому (117) и евро-азиатскому (84), 45 — голарктическому, 23 — европейскому, 17 — евро-югозападноазиатскому, 10 — восточноевропейско-азиатскому, 8 — гемикосмополитному, 5 — восточноевропейско-западноазиатскому, 7 — восточноевропейско-азиатскому, 5 — циркумбореальному, 4 — американо-евро-западноазиатскому, 2 — восточноевропейскому, 2 — американо-европейско-азиатскому, 1 — восточноевропейско-дальневосточному, 1 — гренландско-евро-азиатскому геоэлементам. К адвентивным относятся 26 видов (7 %),

в том числе 9 археофитов. Культивируемые и дичающие виды составляют 4 % (14 видов).

Территория заказника с одной стороны граничит с Куйбышевским водохранилищем, с другой — с полями, деревнями и дачными участками. Этот реликтовый биогеоценоз, расположенный среди антропогенных ландшафтов, нуждается в строжайшей охране.

Ниже приводится список видов сосудистых растений, выявленных на территории заказника «Водолеевский». Латинские названия семейств, родов и видов приводятся в алфавитном порядке. Названия растений даны по работе С. К. Черепанова (1995) и опубликованной позднее сводке (Бакин и др., 2000). Названия видов, включенных в Красную книгу Чувашской Республики, выделены жирным шрифтом.

Список видов сосудистых растений заказника «Водолеевский»

1. *Aceraceae*: *Acer negundo* L., *A. platanoides* L., *A. tataricum* L.

2. *Alismataceae*: *Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L.

3. *Alliaceae*: *Allium angulosum* L.

4. *Apiaceae*: *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Carum carvi* L., *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, *Cicuta virosa* L., *Conium maculatum* L., *Eryngium planum* L., *Heracleum sibiricum* L., *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V. Tichomirov, ***Laser trilobum*** (L.) Borkh., *Pastinaca sylvestris* Mill., *Pimpinella saxifraga* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch.

5. *Aristolochiaceae*: *Aristolochia clematitis* L., *Asorum europaeum* L.

6. *Asteraceae*: *Achillea millefolium* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Anthemis tinctoria* L. subsp. *subtinctoria* (Dobrocz.) Soó, *Arctium lappa* L., *Artemisia abrotanum* L., *A. absinthium* L., *A. vulgaris* L., *Bidens tripartita* L., *Carduus crispus* L., *Carlina intermedia* Schur, *Centaurea jacea* L., *C. scabiosa* L., *Cichorium intybus* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Crepis tectorum* L., ***Eupatorium cannabinum*** L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Hieracium pilosella* L., *H. umbellatum* L., *H. vaillantii* Tausch, *Inula salicina* L., *Lactuca serriola* L., *L. tatarica* (L.) C. A. Mey., *Lapsana communis* L., *Leontodon autumnalis* L., *L. hispidus* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb., *Picris hieracioides* L., *Ptarmica cartilaginea* (Ledeb. ex Reichenb.) Ledeb., *Senecio jacobaea* L., *Solidago virgaurea* L., *Sonchus arvensis* L., *Tanacetum vulgare* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Tragopogon pratensis* L., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz., *Tussilago farfara* L., *Xanthium strumarium* L.

7. *Athyriaceae*: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., ***G. robertianum*** (Hoffm.) Newm.

8. *Berberidaceae*: *Berberis vulgaris* L.

9. *Betulaceae*: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Corylus avellana* L.

10. *Boraginaceae*: *Cynoglossum officinale* L., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *M. caespitosa* K. F. Schultz, *M. sparsiflora* Pohl, *Pulmonaria obscura* Dumort.

11. *Botrychiaceae*: ***Botrychium lunaria*** (L.) Sw.

12. *Brassicaceae*: *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Barbarea vulgaris* R. Br., *Bunias orientalis* L., *Cardamine impatiens* L., *C. parviflora* L., *Erysimum cheiranthoides* L., *Erysimum hieracifolium* L. var. *strictum* Schmalh., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sisymbrium loeselii* L.

13. *Campanulaceae*: *Campanula glomerata* L., *C. latifolia* L., *C. patula* L., *C. persicifolia* L., ***C. sibirica*** L., *C. trachelium* L.

14. *Cannabaceae*: *Humulus lupulus* L.

15. *Caprifoliaceae*: *Lonicera tatarica* L., *L. xylosteum* L.

16. *Caryophyllaceae*: *Arenaria serpyllifolia* L., *Cerastium holosteoides* Fries, *Dianthus deltoides* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Sagina procumbens* L., *Silene nutans* L., *Stellaria graminea* L., *S. holostea* L., *S. media* (L.) Vill., *Steris viscaria* (L.) Rafin.

17. *Celastraceae*: *Euonymus verrucosa* Scop.

18. *Chenopodiaceae*: *Atriplex patula* L., *Chenopodium polyspermum* L., *C. rubrum* L.

19. *Convallariaceae*: *Convallaria majalis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *P. odoratum* (Mill.) Druce.

20. *Convolvulaceae*: *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Convolvulus arvensis* L.

21. *Crassulaceae*: *Sedum acre* L.

22. *Cupressaceae*: ***Juniperus communis*** L.

23. *Cyperaceae*: *Carex acuta* L., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. contigua* Hoppe, *C. digitata* L., *C. hirta* L., *C. montana* L., *C. muricata* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. ovalis* Good., *C. pallescens* L., *C. pilosa* Scop., *C. praecox* Schreb., *Cyperus fuscus* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *E. mamillata* Lindb. fil., *Scirpus sylvaticus* L.

24. *Dipsacaceae*: *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *D. filix-mas* (L.) Schott.

25. *Drypteridaceae*:

26. *Equisetaceae*: *Equisetum arvense* L., *E. fluviatile* L., *E. hyemale* L., *E. palustre* L., *E. pratense* Ehrh., *E. scirpoides* Michx.

27. *Ericaceae*: *Vaccinium myrtillus* L.

28. *Euphorbiaceae*: *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Mercurialis perennis* L.

29. *Fabaceae*: *Amoria hybrida* (L.) C. Presl, *A. montana* (L.) Soják, *A. repens* (L.) C. Presl, ***Anthyllis macrocephala*** Wend., *Astragalus danicus* Retz., ***A. glycyphyllos*** L., *Caragana arborescens* Lam., *Lathyrus pratensis* L., *L. vernus* (L.) Bernh., *Lotus ambiguus* Bess. ex Spreng., *Medicago falcata* L., *M. lupulina* L., *M. romanica* Prod., *M. sativa* L., *Melilotus albus* Medik., ***Ononis arvensis*** L. var. ***inermis*** Ledeb., *Trifolium medium* L., *T. pratense* L., *Vicia cracca* L., *V. sepium* L.

30. *Fagaceae*: *Quercus robur* L.

31. *Gentianaceae*: ***Gentiana cruciata*** L., *Gentianella lingulata* (Agardh) Pritchard.

32. *Geraniaceae*: *Geranium pratense* L., *G. sylvaticum* L.

33. *Grossulariaceae*: *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Ribes nigrum* L., *R. scandium* Hedl.

34. *Hypericaceae*: *Hypericum maculatum* Crantz, *H. perforatum* L.

35. *Iridaceae*: ***Iris pseudacorus*** L.

36. *Juncaceae*: *Juncus articulatus* L., *J. bufonius* L., *J. compressus* Jacq., *Luzula pallidula* Kirschn.

37. *Lamiaceae*: *Clinopodium vulgare* L., *Dracocephalum thymiflorum* L., *Glechoma hederacea* L., *Lamium amplexicaule* L., *L. maculatum* (L.) L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Lycopus europaeus* L., *L. exaltatus* L. fil., *Mentha arvensis* L., *Prunella vulgaris* L., ***Salvia verticillata*** L., *Scutellaria galericulata* L., *Stachys sylvatica* L.

38. *Onagraceae*: *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Epilobium hirsutum* L., *E. montanum* L., *E. palustre* L.

39. *Orchidaceae*: ***Cypripedium calceolus*** L., ***C. macranthon*** Sw., ***Dactylorhiza incarnata*** (Druce) Soó, ***Epipactis atrorubens*** (Hoffm. ex Bernh.) Bess., ***E. helleborine*** (L.) Crantz, ***Gymnadenia conopsea*** (L.) R. Br., ***Listera ovata*** (L.) R. Br., ***Orchis militaris*** L., ***Platanthera bifolia*** (L.) Rich.

40. *Oxalidaceae*: *Oxalis acetosella* L.

41. *Papaveraceae*: *Chelidonium majus* L.

42. *Parnassiaceae*: ***Parnassia palustris*** L.

43. *Pinaceae*: *Larix sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) Karst., *P.* × *fennica* (Regel) Kom., *P. obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.

44. *Plantaginaceae*: *Plantago lanceolata* L., *P. major* L., *P. media* L.

45. *Poaceae*: *Agrostis gigantea* Roth, *A. stolonifera* L., *A. tenuis* Sibth., *Alopecurus pratensis* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *C. epigeios* (L.) Roth, *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *F. ovina* L., *F. pratensis* Huds., *Glyceria notata* Chevall., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Phleum pratense* L., *Poa angustifolia* L., *P. compressa* L., *P. nemoralis* L., *P. pratensis* L.

46. *Polygalaceae*: *Polygala comosa* Schkuhr.

47. *Polygonaceae*: *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *P. lapathifolia* (L.) S. F. Gray, *P. scabra* (Moench) Mold., *Polygonum arenastrum* Boreau, *Rumex acetosa* L., *R. confertus* Willd., *R. crispus* L., *R. hydrolapathum* Huds., *R. maritimus* L., *R. obtusifolius* L.

48. *Potamogetonaceae*: *Potamogeton lucens* L., *P. natans* L., *P. trichoides* Cham. et Schlecht.

49. *Primulaceae*: *Lysimachia nummularia* L., *L. vulgaris* L., *Primula veris* L.

50. *Pyrolaceae*: *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola media* Sw., *P. rotundifolia* L.

51. *Ranunculaceae*: *Aconitum lycoctonum* L., *Actaea spicata* L., *Anemone ranunculoides* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Ranunculus acris* L., *R. auricomus* L., *R. cassubicus* L., *R. polyanthemos* L., *R. repens* L., *Thalictrum simplex* L.

52. *Rhamnaceae*: *Frangula alnus* Mill., *Rhamnus cathartica* L.

53. *Rosaceae*: *Agrimonia eupatoria* L., *Alchemilla vulgaris* L. s. str., *Amelanchier ovalis* Medik., *Cerasus vulgaris* Mill., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Fragaria vesca* L., *F. viridis* (Duch.) Weston, *Geum rivale* L., *G. urbanum* L., *Malus domestica* Borkh., ***M. sylvestris*** Mill., *Padus avium* Mill., *Potentilla anserina* L., *P. argentea* L., *P. goldbachii* Rupr., *P. norvegica* L., ***P. recta*** L., ***Rosa acicularis*** Lindl., *R. majalis* Herrm., *Rubus caesius* L., *R. idaeus* L., *R. saxatilis* L., *Sorbus aucuparia* L.

54. *Rubiaceae*: *Galium boreale* L., *G. mollugo* L., *G. odoratum* (L.) Scop., *G. palustre* L., *G. physocarpum* Ledeb., *G. verum* L.

55. *Salicaceae*: *Populus alba* L., *P. balsamifera* L., ***P. nigra*** L., *P. tremula* L., *Salix alba* L., *S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. fragilis* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. starkeana* Willd., *S. triandra* L., *S. viminalis* L.

56. *Sambucaceae*: *Sambucus racemosa* L.

57. *Saxifragaceae*: *Chrysosplenium alternifolium* L.

58. *Scrophulariaceae*: *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli, *E. fennica* Kihlm., *Lathraea squamaria* L., *Linaria vulgaris* Mill., ***Pedicularis kaufmannii*** Pinzg., *Rhinanthus minor* L., *R. vernalis* (N. Zing.) Schischk. et Serg., *Scrophularia nodosa* L., *Veronica beccabunga* L., *V. chamaedrys* L., *V. longifolia* L., *V. serpyllifolia* L., *V. spicata* L., *V. teucrium* L., *V. verna* L.

59. *Thelypteridaceae*: *Thelypteris palustris* Schott.
60. *Thymelaeaceae*: ***Daphne mezereum*** L.
61. *Tiliaceae*: *Tilia cordata* Mill.
62. *Trilliaceae*: *Paris quadrifolia* L.
63. *Typhaceae*: *Typha latifolia* L.
64. *Ulmaceae*: *Ulmus glabra* Huds., *U. laevis* Pall., *U. pumila* L.
65. *Urticaceae*: *Urtica dioica* L.
66. *Valerianaceae*: ***Valeriana officinalis*** L.
67. *Viburnaceae*: *Viburnum opulus* L.
68. *Violaceae*: *Viola canina* L., *V. collina* Bess., *V. hirta* L., *V. mirabilis* L., *V. rupestris* F. W. Schmidt.

Новые и редкие виды для флоры Чувашии

Приводимые ниже местонахождения видов обнаружены в Марпосадском р-не Чувашии, на коренном правом берегу р. Волги, в государственном природном заказнике «Водолеевский».

Alchemilla vulgaris L. s. str. для Чувашии приводится впервые. Близ дер. Ураково, в лесном овраге, 8 VI 2004, М. М. Гафурова (LE). Вид (s. str.) на сопредельных территориях не зарегистрирован. Определен Н. Н. Цвелёвым (2005).

Anthyllis macrocephala Wend. Единственное известное местонахождение в Чувашии. Окр. дер. Водолеево, на приплакорной части склона, граничащей с дачными участками (LE) (Гафурова, 1999). Вид находится здесь на северной границе ареала. В соседних регионах указывается для Нижегородской и Ульяновской областей и Татарстана (Аверкиев, Аверкиев, 1985; Благовещенский, Раков, 1994; Бакин и др., 2000).

Cypripedium macranthon Sw. Вторая находка вида в республике. Близ дер. Ураково (Нитченко, Гафурова, 1998), на одном участке крутого каменистого склона в ландышево-зеленомошном сообществе среди редкой древесно-кустарниковой растительности. В соседних регионах не отмечается. В Татарстане и Ульяновской обл. считается «по-видимому, исчезнувшим видом» (Благовещенский, Раков, 1994; Бакин и др., 2000).

Epipactis atrorubens (Hoffn. ex Bernh.) Bess. Единственное известное местонахождение вида в Чувашии. На открытых и полуоткрытых незадернованных участках по всему склону, довольно многочисленная популяция, 1 VII 2001, М. М. Гафурова. Вид не отмечался в республике уже более 40 лет. Указывается для Марий Эл, Татарстана и Ульяновской обл. (Благовещенский, Раков, 1994; Абрамов, 1995; Бакин и др., 2000).

Equisetum scirpoides Michx. Для Чувашии приводится впервые. Окр. дер. Водолеево, в заболоченной части склона северной экспозиции, 1 VII 2001, М. М. Гафурова (LE). Из ближайших регионов указывается только для Нижегородской обл. (Аверкиев, Аверкиев, 1985).

Gymnocarpium robertianum (Hoffm.) Newm. Единственное известное местонахождение. Окр. дер. Водолеево, на каменистом участке склона под пологом сме-

шанного леса (LE) (Гафурова, 1999). Указывается для Нижегородской обл. и Марий Эл, в Татарстане, по-видимому, исчез (Аверкиев, Аверкиев, 1985; Абрамов, 1995; Бакин и др., 2000).

Orchis militaris L. Известен из единственного местонахождения в Чувашии (Нитченко, Гафурова, 1998). Окр. деревень Водолеево и Демешкино, 16 VI 1997, М. М. Гафурова (LE). На территории заказника встречается довольно часто в различных биотопах: на облесенных бортах оврагов, каменистых зеленомошных участках, сыроватых лугах. Из ближайших регионов указывается для Мордовии и Татарстана, Нижегородской и Ульяновской областей (Аверкиев, Аверкиев, 1985; Благовещенский, Раков, 1994; Силаева и др., 1996; Бакин и др., 2000).

Picea × fennica (Regel) Kom. (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* Ledeb.) для Чувашии приводится впервые. Окр. деревень Демешкино, Водолеево и Ураково на лесных участках склона, 1 VII 2001, М. М. Гафурова. Произрастает в хвойных и смешанных лесах. Прежде для флоры Чувашии как вид не приводился, хотя помеси *P. abies* и *P. obovata* упоминались в литературе (Плетнева-Соколова, 1940; Куданова, 1965). Указывается для Марий Эл и Татарстана (Абрамов, 1995; Бакин и др., 2000).

Ribes scandium Hedl. Для Чувашии приводится впервые. Окр. дер. Ураково, в дубняке пойменно-ежевичном в нижней части склона, 1 VII 2001, М. М. Гафурова (LE). Вид в сопредельных регионах не отмечен. Определен Н. Н. Цвелёвым (2005). Указывается для северо-восточного Волжско-Донского подрайона (Флора Восточной..., 10 : 239).

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Н. Д. Нитченко, Р. И. Гафурову, С. Р. Гафурову за помощь в исследованиях, Н. Н. Цвелёву, Ю. Е. Алексееву за подтверждение правильности определения некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола, 1995. 192 с.

Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд., испр. и доп. Горький, 1985. 320 с.

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Благовещенский В. В., Раков Н. С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 114 с.

Бородина Н. В., Долматова Л. В., Санаева Л. В., Терешкин И. С. Сосудистые растения Мордовского заповедника / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1987. 79 с.

Гафурова М. М. Новые находки и новые местообитания некоторых редких видов растений Чувашской Республики // Науч. тр. ГПЗ «Присурский». Чебоксары-Атрат, 1999. Т. 2. С. 65—69.

Гафурова М. М. Состояние охраны в Чувашской Республике видов сосудистых растений, включенных в Красную книгу Российской Федерации // Матер. Всерос. науч. конф. «Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий». Пенза, 2003. С. 16—18.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М., 2002. 526 с.

Исаченко А. Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. Учеб. М., 1991. 366 с.

Коломыц Э. Г. Введение. Бореальный экотон как ландшафтно-экологическая система / Под ред. Э. Г. Коломыца, А. П. Юниной, М. В. Сидоренко, В. П. Воротникова // Экосистемы хвойного леса

на зональной границе (Организация, устойчивость, антропогенная динамика). Н. Новгород, 1993. С. 5—15.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга Чувашской Республики. Т. 1. Ч. 1. Редкие и исчезающие растения и грибы / Гл. ред. Л. Н. Иванов, автор-составитель А. В. Димитриев. Чебоксары, 2001. 275 с.

Куданова З. М. Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары, 1965. 346 с.

Мильков Ф. Н. Физическая география: учение о ландшафте и географическая зональность. Воронеж, 1986. 327 с.

Нитченко Н. Д., Гафурова М. М. Об охране редких исчезающих биогеоценозов Чувашской Республики // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов: Матер. Всерос. науч.-практич. конф., посвящ. 125-летию И. И. Спрыгина. Пенза, 1998. С. 107—109.

Плаксина Т. И. Конспект флоры Волго-Уральского региона / Отв. ред. акад. Российской экологической академии, д. б. н. Н. М. Матвеев. Самара, 2001. 388 с.

Плетнева-Соколова А. Д. К вопросу об истории лесов Чувашской АССР. Рукопись. Казань, 1940. 232 с.

Плетнева-Соколова А. Д. Растительный покров Чувашской АССР // Очерки о природе / Под ред. И. А. Афанасьева. Чебоксары, 1952. С. 74—112.

Полуяхтов К. К. О произрастании клена татарского в пойме нижнего течения р. Суры // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сборн. Горьк. ун-т. Горький, 1978. С. 66—71.

Порфирьев В. С. Вопросы изучения и охраны лесного растительного покрова Татарской АССР и сопредельных территорий // Охрана природы и биогеоценология. Казань, 1975. С. 19—77.

Результаты структурно-картировочного бурения на Марпосадском поднятии Чувашской АССР. Горьковское геологическое управление. Инв. № 56. Горький, 1948. Т. 1. 137 с.

Силаева Т. Б., Тихомиров В. Н., Майоров С. Р. Редкие и исчезающие растения Мордовии: Учеб. пособ. Саранск, 1996. 72 с.

Спрыгин И. И. Из области Пензенской лесостепи. Ч. 1. Травяные степи Пензенской губернии. М., 1925 (1926). 242, XIII с.

Тихомиров В. Н., Силаева Т. Б. Конспект флоры Мордовского Присурья: Сосудистые растения // Пособ. к летней учеб. практике для студ. биол. факультетов гос. университетов. М., 1990. 83 с.

Флора Восточной Европы / Отв. ред. Н. Н. Цвелёв. СПб., 2001. Т. 10. 670 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шаландина В. Т. История растительного покрова северо-востока Приволжской возвышенности в голоцене // Самарская Лука: Бюл. Самара, 1993. № 4. С. 84—91.

SUMMARY

The list of the recorded species of vascular plants of the natural preserve «Vodoleevsky» is given for the first time, including species new to the flora of Chuvash Republic. A brief characteristic of the habitats of new and rare plant species is given; the features of the landscape ant the vegetation of the preserve are described.

УДК 581.52 : 582.475 (477.86 + 477.75) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 9

© И. И. Коршиков,[1] С. Н. Привалихин, Е. М. Горлова, Я. В. Пирко[2]

ВЫСОТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PINACEAE* В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ И КРЫМУ

I. I. KORSHIKOV, S. N. PRIVALIKHIN, E. M. GORLOVA, YA. V. PIRKO.
ALTITUDINAL DIFFERENTIATION OF MONTANE POPULATIONS OF *PINACEAE* SPECIES IN UKRAINIAN CARPATHIANS AND CRIMEA

Донецкий ботанический сад НАН Украины
83059 Донецк, пр. Ильича, 110
Тел. (0622)94-12-80
[1] E-mail: herb@herb.dn.ua
[2] E-mail: yaroslavpv@skif.net
Поступила 11.11.2004

Изучена дифференциация по высотному градиенту генетической структуры континуальных горных популяций *Picea abies* (L.) Karst. и *Pinus mugo* Turra в Украинских Карпатах, а также *Pinus pallasiana* D. Don в Крыму с использованием изоферментов 9—10 ферментных систем в качестве молекулярно-генетических маркеров. На основе анализа изменчивости 15—17 полиморфных локусов установлена очень высокая степень сходства генетической структуры разновысотных локалитетов *P. abies* и низкая, достигающая уровня межпопуляционных отличий, у таких же локалитетов *P. pallasiana*. Обсуждаются возможные причины разной степени дифференциации по высотному профилю популяций этих 3 видов семейства *Pinaceae*.

Ключевые слова: горные популяции, *Picea abies*, *Pinus mugo*, *P. pallasiana*, градиент высотной подразделенности, дифференциация.

Континуальные популяции растений на горных макросклонах могут быть подразделены на внутрипопуляционные группы вдоль высотного профиля. Главная причина такой подразделенности — контрастность природно-климатических условий в градиенте высотной поясности, что приводит к естественной фенологической изоляции растений разного высотного положения в непрерывной, не имеющей пространственных границ популяции. В результате несовпадения календарных сроков цветения растений верхнего и нижнего поясов возникает репродуктивная изоляция, которая ограничивает свободный обмен наследственным материалом по высотному профилю популяции (Подгорный, 1995; Williams, Waser, 1999). Для хвойных Ю. К. Подгорным (1995) сформулировано правило «давления восходящего потока генов», согласно которому растения верхних поясов популяции могут ежегодно получать наследственную информацию с пыльцой от растений нижних поясов, в то время как противоположно направленный поток генов возможен лишь за счет эстафетных связей, на осуществление которых требуются десятки и сотни лет.

На формирование внутренней пространственной организации популяции существенное влияние оказывают факторы естественного отбора, диапазон изменения напряженности которых в условиях горных систем зависит от высоты местности. Репродуктивная изоляция и естественный отбор — основные причины высотной подразделенности и дифференциации непрерывных популяций на внутрипопуляционные группы или субпопуляционные элементы, которые могут иметь гено- и фенотипические различия. У отдельных видов, как например у сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don), эти субпопуляционные элементы возводят в ранг высотных популяций, расположенных одна над другой без заметных изоляционных барьеров и занимающих вытянутые вдоль горизонталей небольшие по площади ленточные ареалы (Подгорный, 1995). Однако дифференциация генетиче-

ской структуры континуальных горных популяций хвойных далеко не всегда обнаруживается (Knoweles, Grant, 1985; Neale, Adams, 1985; Williams, Waser, 1999).

Уровень наследственной гетерогенности популяции на горном макросклоне, а следовательно, и степень ее внутренней подразделенности, можно количественно оценить, анализируя изменение ее генетической структуры по высотному градиенту. У хвойных наличие пространственной иерархической организации генетической структуры континуума достаточно просто выяснить с помощью методов биохимической популяционной генетики. Используя изоферменты в качестве молекулярно-генетических маркеров, можно точно рассчитать частоты встречаемости аллелей на любом участке популяции, а значит, выяснить особенности ее генетической структуры по высотному профилю.

Цель работы — анализ внутренней подразделенности и дифференциации по высотному градиенту популяций 3 видов семейства *Pinaceae* Lindl. в Украинских Карпатах и Горном Крыму.

Материал и методика

Для изучения внутрипопуляционной высотной подразделенности и дифференциации генетической структуры горных популяций были использованы 3 вида: ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) и сосна горная (*Pinus mugo* Turra) в Украинских Карпатах, сосна крымская (*Pinus pallasiana* D. Don) в Горном Крыму. В ходе самостоятельных экспедиций были проведены сборы семян с наиболее старых растений 3 популяций этих видов. Основную лесообразующую породу Украинских Карпат — ель европейскую — изучали в 2 разновысотных локалитетах (700 и 1400 м над ур. м.) в популяции на склоне горы Березовачки. Эта субформация — чистые еловые леса (Piceeta) в верхнем поясе Украинских Карпат (1200—1600 м над ур. м.) — находится в крайних условиях существования лесной растительности (Голубец, 1978). В нижнем локалитете этой популяции (Березовачка низ) изучены 38, а в верхнем (Березовачка верх) 44 дерева, возраст которых составлял 80—100 лет. Исследования внутренней подразделенности континуальной популяции *P. mugo* проводили в 3 локалитетах на горе Пожежевской. Нижний локалитет (Пожежевская-1, 21 дерево, сосняк чернично-разнотравный) находится на высоте 1400 м, средний (Пожежевская-2, 20 деревьев, сосняк черничный) — на высоте 1550 м и верхний (Пожежевская-3, 20 деревьев, сосняк чернично-веничниковый) — 1650 м над ур. м. Возраст изучаемых растений составлял около 120 лет.

Высотную дифференциацию генетической структуры популяции *P. pallasiana* изучали в 3 локалитетах в континууме на южном макросклоне горы Иограф в Крыму. В соответствии с классификацией высотной поясности растительности Горного Крыма (Дидух, 1992) сборы семян проводили в нижнем (Иограф-1, 300—400 м над ур. м., 14 деревьев), среднем (Иограф-2, 500—700 м над ур. м., 30 деревьев) и верхнем (Иограф-3, 900—1200 м над ур. м., 15 деревьев) локалитетах. Все изученные локалитеты принадлежат к одной субформации — чистые сосновые леса. Возраст исследуемых растений — около 100 лет.

Для всех видов в качестве молекулярно-генетических маркеров использовали 9 ферментных систем: глутаматоксалацетаттрансаминазу (GOT), глутаматдегидрогеназу (GDH), диафоразу (DIA), малатдегидрогеназу (MDH), супероксиддисмутазу (SOD), алкогольдегидрогеназу (ADH), формиатдегидрогеназу (FDH), кислую фосфатазу (ACP), лейцинаминопептидазу (LAP) и для *P. mugo* еще изоцитратдегидрогеназу (IDH). Ферменты, экстрагированные трис-глициновым буфером из эн-

досперма семян, разделяли с помощью электрофореза в вертикальных пластинках 7.5%-м полиакриламидным гелем. Условия экстракции, электрофоретического разделения, гистохимического окрашивания на гелевых пластинках, идентификации и установление генетического контроля подробно описаны в предыдущих наших работах (Коршиков, Пирко, 2002; Коршиков и др., 2004; Korshikov et al., 2004). Генотип каждого растения устанавливали на основе данных электрофореза ферментов, отдельно выделенных из эндосперма 8 и большего числа семян. В дальнейшем рассчитывали частоты аллелей и генотипов в каждом изучаемом локалитете и популяции в целом, а также значения для них основных показателей генетического полиморфизма. Частоты аллелей использовали для определения коэффициентов F-статистики Райта (F_{st}) и G-статистики Нея (G_{st}), характеризующих подразделенность популяций (Алтухов, 2003). Для количественной оценки генетической дифференциации вычисляли коэффициент генетической дистанции Неи (Nei, 1972). Аллельную и генотипическую гетерогенность разновысотных локалитетов популяции определяли с помощью χ^2-теста (Животовский, 1991).

Названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Результаты и обсуждение

Электрофоретический анализ 9 ферментных систем у 82 деревьев 2 локалитетов *Picea abies* из Украинских Карпат позволил идентифицировать 20 аллозимных локусов, из которых 17 были полиморфными (табл. 1). Высоким уровнем изменчивости характеризовались только 5 локусов, значения наблюдаемой гетерозиготности которых варьировали от 31.7 до 45.1 %. Наблюдаемое соотношение генотипов в каждом локалитете существенно отклонялось от ожидаемого, согласно закону Харди-Вайнберга, однако всего в 4 случаях и в разных локусах, 2 из которых были слабополиморфными (H_O = 4.9 %). Такой уровень нарушений в равновесном распределении генотипов, как правило, встречается в природных антропогенно ненарушенных популяциях многих видов хвойных (Политов и др., 1992). В объединенной выборке 82 растений *P. abies* совокупное представительство аллелей и генотипов по 17 полиморфным локусам составляло соответственно 56 и 68. В каждом из 2 локалитетов аллелей и генотипов было меньше, соответственно 48 и 53 для нижнего и 50 и 60 для верхнего пояса популяции. Общими для обоих локалитетов были 42 аллеля и 45 генотипов. Присущих только растениям нижнего пояса популяции было 6 аллелей и 8 генотипов, а у растений верхнего пояса их было больше, соответственно 8 и 15. Однако, как показал сравнительный анализ, аллельная и генотипическая гетерогенность отсутствует в локалитетах *P. abies* по всем 17 полиморфным локусам.

Несмотря на значительные различия по высотному положению (перепад высот ~700 м над ур. м.), изучаемые локалитеты *P. abies* очень слабо подразделены. Значения коэффициентов F_{st} и G_{st}, количественно характеризующие подразделенность (Алтухов, 2003), составляли соответственно 0.005 и 0.004. Это указывает на то, что в сравниваемых локалитетах *P. abies* сосредоточено 99.5 % всей генетической изменчивости и только 0.5 % ее приходится на различия между ними. Коэффициент Неи (1972), позволяющий оценить степень дифференциации локалитетов на основании анализа частот аллелей всех изученных локусов, был ничтожно мал, составив 0.002. Это еще раз подтверждает очень высокое сходство генетической структуры изучаемых разновысотных локалитетов в популяции *P. abies* Украинских Карпат. Ранее, при исследовании генетической структуры географически уда-

ТАБЛИЦА 1

Число аллелей, генотипов и гетерогенность их частот, значения гетерозиготности полиморфных локусов в разновысотных локалитетах популяции *Picea abies* на макросклоне горы Березовачки в Украинских Карпатах

Локус	Березовачка, низ		Березовачка, верх		Гетерогенность между изучаемыми выборками, χ^2-тест		Гетерозиготность по популяции	
	число		число					
	аллелей	генотипов	аллелей	генотипов	аллельная	генотипическая	наблюдаемая, H_O	ожидаемая, H_E
Got-2	2	2	3 (1)	3 (1)	1.79	1.81	0.098	0.093
Got-3	3 (1)	4 (1)	2	3	2.18	2.22	0.451	0.493
Gdh	2	2	2	2	0.09	0.08	0.061	0.059
Dia-1	4(2)	4 (2) +	2	2	2.33	2.36	0.049	0.047
Dia-2	3 (1)	3 (1)	2	2	2.33	2.41	0.049	0.047
Dia-3	2	2	3 (1)	3 (1)	3.19	3.39	0.170	0.157
Dia-4	3	3	3	3 +	1.68	1.56	0.317	0.273
Mdh-2	1	1	2 (1)	2 (1)	0.84	0.88	0.012	0.012
Mdh-3	3	3 +	3	4 (1)	1.29	1.76	0.159	0.169
Mdh-4	3	3	3	3	4.08	2.93	0.171	0.155
Fdh	4 (2)	4 (2) +	2	2	2.33	2.36	0.049	0.047
Adh-1	3	3	4 (1)	5 (2)	2.33	4.07	0.171	0.180
Adh-2	2	2	2	2	0.23	0.21	0.036	0.036
Acp-2	4	7 (1)	5 (1)	8 (2)	2.74	7.54	0.451	0.546
Acp-3	2	2	2	2	0.02	0.03	0.049	0.048
Lap-1	4	5 (1)	6 (2)	8 (4)	3.37	7.10	0.317	0.300
Lap-2	3	3	4 (1)	6 (3)	2.62	4.68	0.427	0.391

Примечание. В скобках указаны аллели и генотипы, встречающиеся только в этом локалитете; + — случаи достоверного отклонения наблюдаемого от ожидаемого равновесия в распределении генотипов согласно закону Харди-Вайнберга.

ленных — карпатской низинной (Закарпатская обл., 23 дерева) и карпатской горной (Ивано-Франковская обл., 12 деревьев) популяций *P. abies* с использованием 27 аллозимных локусов — установленный коэффициент генетической дистанции (Гончаренко, Потенко, 1991) в 12 раз превышал полученное нами значение.

У *Pinus mugo* электрофоретический анализ 10 ферментных систем позволил установить 21 локус, из которых 15 были полиморфными (табл. 2). Высокой изменчивостью характеризовались 7 локусов, средняя наблюдаемая гетерозиготность которых составляла 29.5—60.5 %. В каждом из 3 локалитетов *P. mugo* обнаружено 1—2 достоверных случая неравновесия в наблюдаемом распределении генотипов от ожидаемого согласно закону Харди-Вайнберга. При этом по 1 локусу (Mdh-4) эти нарушения отмечены во всех 3 локалитетах и связаны они с явным дефицитом гетерозигот, что можно рассматривать как результат действия отбора.

В объединенной выборке 61 дерева *P. mugo* идентифицировано 42 аллеля и 59 генотипов 15 полиморфных локусов. Наибольшее аллельное (37) и генотипическое (47) представительства были свойственны локалитетам нижнего и среднего поясов популяции. Аллелей, присущих только одному из локалитетов, было 9, а генотипов — 14, из которых 7 приходились на растения нижнего пояса. Аллельная гетерогенность при сравнении 3 локалитетов *P. mugo* выявлена в 3 локусах, а генотипическая — ни в одном из них. Несмотря на заметно меньшие различия в высотном положении локалитетов *P. mugo*, чем у *P. abies*, их подразделенность была выше. Коэффициенты F_{st} и G_{st} для локалитетов *P. mugo* составили соответственно 0.017 и 0.018, что указывает на долю межвыборочной генетической изменчивости

ТАБЛИЦА 2

Число аллелей, генотипов и гетерогенность их частот, значения гетерозиготности полиморфных локусов в разновысотных локалитетах популяции *Pinus mugo* на макросклоне горы Пожежевской в Украинских Карпатах

Локус	Пожежевская-1 (низ) число		Пожежевская-2 (середина) число		Пожежевская-3 (верх) число		Гетерогенность между изучаемыми выборками, χ^2-тест		Гетерозиготность по популяции	
	аллелей	генотипов	аллелей	генотипов	аллелей	генотипов	аллельная	генотипическая	наблюдаемая, H_O	ожидаемая, H_E
Got-1	2	3 (1) +	2	2	2	2	6.30*	5.15	0.098	0.141
Got-2	3 (1)	4 (2)	2	2	2	2	9.39	10.3	0.212	0.211
Got-3	3 (1)	3 (1)	2	3	2	3	10.3*	10.5	0.295	0.295
Gdh-1	2	3	2	3	2	3	1.65	2.85	0.558	0.493
Dia-1	3	4	3	5 (1)	4 (1)	5 (1)	7.50	14.4	0.605	0.551
Dia-2	1	1	3 (1)	4 (1)	2	3	11.4*	11.0	0.150	0.197
Dia-4	2	3	3	4	3	3	6.97	7.29	0.312	0.371
Mdh-2	1	1	2 (1)	2 (1)	1	1	2.07	2.08	0.017	0.016
Mdh-3	3	3	3	4	3 (1)	4 (1) +	8.98	6.99	0.346	0.349
Mdh-4	3 (1)	4 (1) +	2	3 +	2	3 +	2.70	4.31	0.186	0.498
Fdh-1	2	3	2	2	3 (1)	4 (1)	4.58	9.03	0.243	0.281
Adh-1	2	2	2	2	1	1	2.10	2.05	0.067	0.064
Acp-2	3	5 (1)	3	4	3	5 (1)	2.41	9.02	0.592	0.525
Lap-1	4(1)	5 (1)	3	4	2	2	5.05	5.16	0.472	0.433
Lap-2	3	3	3	3	3	3	1.29	1.34	0.208	0.172

Примечание. В скобках указаны аллели и генотипы, встречающиеся только в этом локалитете; * — различия достоверны при $P < 0.95$; + — случаи достоверного отклонения наблюдаемого от ожидаемого равновесия в распределении генотипов согласно закону Харди-Вайнберга.

в 1.8 % от ее внутрипопуляционного уровня. Генетическая дистанция между сравниваемыми локалитетами *P. mugo* также была большей, чем у предыдущего вида, изменяясь в пределах от 0.009 до 0.010. Однако это заметно меньше, чем между 5 популяциями этого вида (D_N = 0.011—0.032), находящимися на разных макросклонах Карпатских гор (Коршиков, Пирко, 2002).

В популяции *Pinus pallasiana* в Горном Крыму в результате электрофоретических исследований 9 ферментных систем у 59 деревьев идентифицированы 20 аллозимных локусов, из которых 16 были полиморфными (табл. 3). Из них высокой изменчивостью характеризовались только 7 локусов, средняя наблюдаемая гетерозиготность которых изменялась в пределах от 25.4 до 55.9 %. Наблюдаемое соотношение генотипов существенно отличалось от ожидаемого равновесия по Харди-Вайнбергу в 3 локусах и только в локалитете верхнего пояса популяции. В общей выборке растений из популяции Иограф обнаружено 47 аллелей и 57 генотипов. Максимальное количество аллелей и генотипов в целом, а также встречающихся только в 1 локалитете выявлено в среднем поясе популяции *P. pallasiana*. Наименьшее представительство уникальных аллелей и генотипов было свойственно локалитету верхнего пояса.

Внутренняя аллельная и генотипическая гетерогенность у сравниваемых 3 локалитетов обнаружена в 2 локусах. Степень внутренней подразделенности популяции *P. pallasiana* на макросклоне Иограф была такой же, как и в карпатской популяции *P. mugo* на горе Пожежевской. Значения коэффициентов F_{st} и G_{st} у них были одинаковыми (0.017 и 0.018). Такие же значения этих коэффициентов были свойственны 3 разновысотным локалитетам ранее исследованной нами популяции *P. pal-*

ТАБЛИЦА 3

Число аллелей, генотипов и гетерогенность их частот, значения гетерозиготности полиморфных локусов в разновысотных локалитетах популяции *Pinus pallasiana* на макросклоне горы Иограф в Крыму

Локус	Иограф, низ		Иограф, середина		Иограф, верх		Гетерогенность между изучаемыми выборками, χ^2-тест		Гетерозиготность по популяции	
	число		число		число					
	аллелей	генотипов	аллелей	генотипов	аллелей	генотипов	аллельная	генотипическая	наблюдаемая, H_O	ожидаемая, H_E
Gdh	1	1	2 (1)	2 (1)	2(1)	2 (1) +	3.85	3.94	0.034	0.032
Got-2	2	3	2	3	2	3	1.46	2.53	0.559	0.493
Got-3	3 (1)	3 (1)	2	2	2	2 +	12.05*	13.97**	0.271	0.218
Sod-1	1	1	3 (1)	3 (1)	2	2	3.79	4.15	0.118	0.109
Mdh-2	2	2	3 (1)	3 (1)	1	1	2.50	2.63	0.084	0.080
Mdh-3	3 (1)	5 (2)	2	3	2	3 +	7.31	14.14	0.509	0.494
Mdh-4	2	3	2	3	2	3	0.22	2.62	0.305	0.343
Dia-1	2	3	2	3	2	3	0.14	2.44	0.509	0.488
Dia-2	1	1	3	4 (1)	3	3	10.52*	15.43*	0.203	0.199
Dia-4	2	3	3 (1)	4 (1)	2	3	3.39	4.85	0.475	0.474
Acp	3	4 (1)	3	3	2	2	9.24	9.64	0.254	0.245
Adh-1	2	2	3 (1)	4 (2)	2	2	1.03	4.82	0.186	0.223
Adh-2	3	4	4 (1)	5 (1)	2	2	10.33	9.08	0.203	0.256
Fdh	3 (1)	3 (1)	3	3	3	3	4.94	4.94	0.152	0.142
Lap-1	1	1	2 (1)	2 (1)	1	1	0.94	0.97	0.017	0.016
Lap-2	2	2	4 (2)	4 (2)	1	1	4.61	4.88	0.119	0.111

Примечание. В скобках указаны аллели и генотипы, встречающиеся только в этом локалитете; * — различия достоверны при $P < 0.95$, ** — $P < 0.99$; + — случаи достоверного отклонения наблюдаемого от ожидаемого равновесия в распределении генотипов согласно закону Харди-Вайнберга.

lasiana в районе пос. Никита (Коршиков и др., 2000). Наибольшие различия в генетической структуре локалитетов *P. pallasiana* в популяции Иограф обнаружены между нижним и верхним поясами (D_N = 0.014) и наименьшее — между средним и верхним поясами (D_N =0.005). Для 3 локалитетов популяции у пос. Никита значения D_N изменялись в пределах от 0.010 до 0.013. Диапазон варьирования значений коэффициента Неи при исследовании 8 естественных популяций *P. pallasiana* в пределах ареала этого вида в Крыму оказался шире: от 0.005 до 0.022 (Silin, Goncharenko, 1996). Установленное нами значение D_N для 2 популяций — Иограф и Никита — составило 0.012. Следовательно, генетическая дифференциация разновысотных локалитетов непрерывных популяций *P. pallasiana* на горных макросклонах Крыма достигает уровня дифференциации популяций этого вида в пределах крымской части его ареала.

Расчеты значений основных показателей генетического полиморфизма для каждого локалитета популяций 3 изученных видов показывают, что какого-то однозначно упорядоченного их изменения по градиенту высотной поясности не прослеживается (табл. 4). Так, например, для локалитета нижнего пояса популяции *Picea abies* свойственны меньшие значения всех показателей полиморфизма, чем для локалитета верхнего пояса. У *Pinus pallasiana* и *P. mugo* чаще всего наоборот. При этом у *P. pallasiana*, как и у *P. abies* отмечена тенденция роста фактической (H_O) гетерозиготности растений от нижней к верхней границе популяции.

Результаты наших исследований свидетельствуют, что у континуальных горных популяций 3 видов сем. *Pinaceae* разный уровень внутрипопуляционной под-

ТАБЛИЦА 4

Значения основных показателей генетического полиморфизма в разновысотных локалитетах популяций *Picea abies*, *Pinus mugo* Украинских Карпат и *Pinus pallasiana* Горного Крыма

Локалитет (высота над ур. м.)	Количество деревьев, шт.	Доля полиморфных локусов по 99 % критерию	Среднее число на локус		Средняя гетерозиготность	
			аллелей	генотипов	ожидаемая, H_E	наблюдаемая, H_O
Украинские Карпаты (*Picea abies*)						
Березовачка, низ (700)	38	0.800	2.550	2.800	0.137 ± 0.011	0.133 ± 0.011
Березовачка, верх (1350—1400)	44	0.850	2.650	3.150	0.166 ± 0.011	0.170 ± 0.011
По популяции	**82**	**0.800**	**2.950**	**3.550**	**0.153 ± 0.008**	**0.152 ± 0.008**
Украинские Карпаты (*Pinus mugo*)						
Пожежевская-1 (1400)	21	0.619	2.048	2.524	0.217 ± 0.017	0.199 ± 0.016
Пожежевская-2 (1550)	20	0.714	2.048	2.524	0.231 ± 0.018	0.237 ± 0.018
Пожежевская-3 (1650)	20	0.619	1.952	2.381	0.207 ± 0.017	0.188 ± 0.017
По популяции	**61**	**0.667**	**2.381**	**3.095**	**0.224 ± 0.010**	**0.207 ± 0.010**
Горный Крым (*Pinus pallasiana*)						
Иограф, низ (300—400)	14	0.600	1.85	2.250	0.213 ± 0.021	0.189 ± 0.020
Иограф, середина (500—700)	30	0.800	2.350	2.750	0.193 ± 0.015	0.200 ± 0.014
Иограф, верх (900—1200)	15	0.650	1.750	2.000	0.188 ± 0.020	0.210 ± 0.020
По популяции	**59**	**0.667**	**2.550**	**3.050**	**0.196 ± 0.020**	**0.202 ± 0.020**

разделенности и дифференциации в градиенте высотной поясности. У *P. abies* с ее широкой эколого-ценотической амплитудой отсутствие такой дифференциации может быть связано с действием балансирующего отбора, выравнивающего в ходе онтогенеза растений частоты аллелей и генотипов в демографически наиболее возрастном элементе верхнего и нижнего поясов популяции. При этом более приспособленными в верхнем поясе этой популяции оказались растения с более высоким уровнем гетерозиготности. У *P. mugo* растения верхнего предела распространения вида характеризовались меньшим уровнем гетерозиготности, особенно в сравнении с растениями среднего пояса. Смешанная репродуктивная система *P. mugo*, с одной стороны, может благоприятствовать отбору генотипов с высокой клоновой конкурентной способностью в фитоценозе, а с другой — генотипам с повышенной семенной продуктивностью и соответственно большим потенциалом их рассеивания. У *P. pallasiana* в популяции Иограф и ранее исследованной популяции возле Никиты (Коршиков и др., 2000) повышается средний уровень гетерозиготности растений от нижнего к верхнему поясу популяции. Однако при этом не прослеживается значимых частотно-зависимых изменений аллелей и генотипов по высотному профилю. Обнаруженный высокий уровень внутренней дифференциации 2 популяций *P. pallasiana* не имеет четко выраженной системной основы. Генетическая дистанция между пространственно разделенными локалитетами нижнего и верхнего поясов в одной из популяций меньше, чем между ними и локалитетом среднего пояса (Коршиков и др., 2000).

Очевидно, фенологическая изоляция разновысотных локалитетов не является решающим фактором, определяющим степень внутренней генетической дифференциации наиболее старых демографических элементов континуальных горных популяций. Изначальный генетический пул семян популяций, в котором у хвойных

нередко отмечается доминирование гомозигот и повышенная встречаемость неравновесного распределения генотипов по Харди-Вайнбергу (Политов и др., 1992), в ходе последующего длительного онтогенеза растений трансформируется в сбалансированную генетическую структуру популяции по вертикальному профилю. Вероятно, ограничения потока генов из-за фенологической изоляции разновысотных участков популяции могут нивелироваться вследствие флуктуирующего выравнивания в отдельные годы климатических факторов, изменений направленности и интенсивности ветра в период разлета семян, сноса их дождевыми потоками и в результате таяния снега, а также в связи с переносом семян птицами и животными. Интенсивный обмен генами возможен и при разорванном или географически разделенном ареале вида за счет возможности переноса семян на достаточно большие расстояния (Allen et al., 1996).

Заключение

Формирование гетерогенной генетической структуры популяций по высотному градиенту, по всей видимости, зависит от общего адаптивного потенциала вида и от адаптивного потенциала у генотипов конкретного локалитета. У видов с широкой эколого-ценотической амплитудой изменение лимитирующих экологических факторов — гидротермического режима и эдафических условий с высотой над уровнем моря — не приводит к развитию высокой неоднородности генетической структуры. Этот тезис подтверждает тот факт, что для такого широко распространенного вида, как сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), не установлено высокой степени генетической гетерогенности и дифференциации популяций на Евразийском континенте (Гончаренко и др., 1993; Шигапов и др., 1995). Очевидно, что *Pinus pallasiana*, экологически маргинальные популяции которой в подавляющем большинстве случаев приурочены только к южным макросклонам Крымских гор, отличается большей избирательностью на действие природно-климатических факторов, чем *Picea abies* и *Pinus mugo*. Это и приводит к формированию континуальных популяций *P. pallasiana* на горных макросклонах с повышенной внутренней гетерогенностью генетической структуры. Значимость локальных экологических условий в распределении видов растений и дифференциации целых высотно-ценотических групп в южных горах не только по высотному, но и горизонтальному направлениям многократно подтверждена (Куваев, Сонникова, 2001).

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность М. А. Голубцу, К. А. Малиновскому, И. И. Царику, руководству и сотрудникам Карпатского национального природного парка, природного заповедника «Горганы», а также сотруднику Никитского ботанического сада В. П. Кобе за оказанное содействие при сборе семенного материала для проведения популяционно-генетических исследований этих видов хвойных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 2003. 431 с.

Голубец М. А. Ельники Украинских Карпат. Киев, 1978. 264 с.

Гончаренко Г. Г., Потенко В. В. Параметры генетической изменчивости в популяциях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) // Генетика. 1991. Т. 27. №. 10. С. 1759—1772.

Гончаренко Г. Г., Силин А. Е., Падутов В. Е. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. 1993. Т. 29. № 12. С. 2019—2038.

Дидух Я. П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). Киев, 1992. 256 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.

Коршиков И. И., Пирко Я. В. Генетическая изменчивость и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны горной (*Pinus mugo* Turra) в высокогорье Украинских Карпат // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1235—1241.

Коршиков І., Пірко Я., Пірко Н., Приваліхін С. Аналіз популяційно-генетичної мінливості п'яти видів хвойних Українських Карпат // Вісник Львів ун-ту. Серія біологічна. 2004. Вип. 36. С. 108—115.

Коршиков И. И., Терлыга Н. С., Бычков С. А. Генетическая изменчивость сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) вдоль высотного профиля в Горном Крыму // Докл. НАН Украины. 2000. № 2. С. 157—161.

Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений верхней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 96—112.

Подгорный Ю. К. Закономерности формирования популяционной структуры горных растений и пути их использования в интродукции, селекции, охране генофондов (на примере сосны крымской): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1995. 52 с.

Политов Д. В., Крутовский К. В., Алтухов Ю. П. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов // Генетика. 1992. Т. 28. № 1. С. 93—114.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шигапов З. Х., Бахтиярова Р. М., Янбаев Ю. А. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1386—1393.

Allen G. A., Antos J. A., Worley A. C., Suttill T. A., Hebda R. J. Morphological and genetic variation in disjunct populations of the avalanche lily *Erythronium montanum* // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. N 3. P. 403—412.

Knoweles P., Grant M. C. Genetic variation of lodgepole pine over time and microgeographical space // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 722—727.

Korshikov I. I., Ducci F., Terliga N. S., Bychkov S. A., Gorlova E. M. Allozyme variation of *Pinus pallasiana* D. Don in natural Crimean populations and in plantations in technogenouslypolluted areas of the Ukraine steppes // Ann. For. Sci. 2004. Vol. 61. P. 389—396.

Neale D. B., Adams W. T. Allozyme and mating-system variation in balsam fir (*Abies balsamea*) across a continuous elevational transect // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 2448—2453.

Nei M. Genetic distance between populations // Am. Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283—292.

Silin A. E., Goncharenko G. G. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. IV. Population structure and genetic variation in geographically related and isolated populations of *Pinus nigra* Arnold on the Crimean peninsula // Silvae Genet. 1996. Vol. 45. N 2—3. P. 67—75.

Williams C. F., Waser N. M. Spatial genetic structure of *Delphinium nuttallianum* populations: inferences about gene flow // Heredity. 1999. Vol. 83. N 5. P. 541—550.

SUMMARY

The article deals with inner subdivision and differentiation by altitudinal gradient of genetic structure of continual populations of *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus mugo* Turra in Ukrainian Carpathians and also *Pinus pallasiana* D. Don in Crimea with the use of isozymes of 9—10 enzyme systems as molecular-genetic markers. On the basis of variability of 15—17 polymorphic loci we have determined a very high degree of similarity of genetic structure of *P. abies* localities of various altitudes, and a low degree reaching the level of interpopulational differences in the same localities of *P. pallasiana.* Possible reasons of different degree of differentiation by altitudinal profile of populations of these three species of *Pinaceae* family are discussed.

УДК 581.8 : 582.312.46 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 9

© О. В. Яковлева, Е. М. Бармичева

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ АБАКСИАЛЬНОЙ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ERICACEAE*

O. V. YAKOVLEVA, K. M. BARMICHEVA.

FEATURES OF ABAXIAL EPIDERMIS STRUCTURE AT DIFFERENT STAGES OF LEAF FORMATION IN SOME *ERICACEAE* SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Olga@KD1537.spb.edu

Поступила 11.03.2003
Окончательный вариант получен 21.02.2005

Изучены растущие и закончившие рост листья 5 видов *Erica*, *Arbutus andrachne* и *Calluna vulgaris*. Края листовой пластинки у видов *Erica* во время роста заворачиваются не к апексу побега, а от него, в результате чего образуется замкнутая полость, выстланная абаксиальной эпидермой. По мере развития листа в абаксиальной эпидерме формируются устьица и волоски и происходит развертывание листа. У *C. vulgaris* на абаксиальной стороне листа образуется желобок в результате согласованного развития пары листьев. Волоски и устьица у видов *Erica* и *C. vulgaris* сосредоточены в желобках. У листьев видов *Erica*, *A. andrachne* и *C. vulgaris* на поверхности клеток абаксиальной эпидермы и волосков развиваются кутикулярные складки и бугорки. Кутикулярные складки образуются разными способами. У видов *Erica* и *A. andrachne* они образованы двумя плотно прилегающими друг к другу кутикулами. У *C. vulgaris* бугорки и складки являются локальными выростами кутикулы. Предполагается, что кутикулярные образования у изученных видов несут разную функциональную нагрузку.

Ключевые слова: абаксиальная эпидерма, кутикулярные бугорки, кутикулярные складки, лист, волоски, эрикоидный лист, *Arbutus*, *Calluna*, *Erica*, *Ericaceae*.

Своеобразный (эрикоидный) тип строения листьев многих представителей сем. *Ericaceae* издавна привлекает к себе внимание ученых (Ljungström, 1882—1883; Houard, 1904; Hara, 1956, 1958; Leinfellner, 1959; Napp-Zinn, 1973, 1974; Böcher, 1981). Края листьев у ряда видов завернуты так, что абаксиальная эпидерма находится внутри своеобразной лакуны (желобка). В эпидерме, выстилающей желобок, формируются устьица. Вокруг устьиц и по краям желобка развиваются простые одноклеточные однорядные волоски (Solereder, 1899; Napp-Zinn, 1973; Böcher, 1981). Особое место в кутикулярном покрове абаксиальной эпидермы занимают складки кутикулы, которые иногда достигают значительной высоты, на срезах становясь похожими на волоски (Solereder, 1899; Metcalfe, Chalk, 1957). Наиболее часто они встречаются у видов *Erica*, редко у *Rhododendron* (Böcher, 1981).

В литературе имеются описания зрелых листьев представителей сем. *Ericaceae* (Solereder, 1899; Petersen, 1908; Василевская, 1954; Napp-Zinn, 1973, 1974). Изучены ранние этапы развития листьев (заложение на конусе нарастания, маргинальный рост). Есть указания на то, что встречаются 2 типа листьев: скрученные и завернутые к абаксиальной эпидерме. В то же время до сих пор не выработалось четких представлений, как же происходит формирование этих типов листьев (Hara, 1956, 1958; Böcher, 1981). Отсутствуют работы, посвященные особенностям строения и формирования кутикулярных образований на поверхности листовой пластинки у представителей сем. *Ericaceae*.

Цель настоящей работы заключалась в изучении особенностей формирования желобков на абаксиальной стороне листа у представителей видов *Erica* и *Calluna*. Изучали также формирование кутикулярных складок и бугорков на основных клетках и волосках абаксиальной эпидермы листа у представителей *Erica*, *Calluna* и *Arbutus*, относящихся к разным подсемействам сем. *Ericaceae* (Тахтаджян, 1987).

Материал и методика

Изучали растущие и закончившие рост листья *Erica arborea* L., *E. canaliculata* Andr., *E. carnea* L., *E. lusitanica* Rudolph, *E. scoparia* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull. и *Arbutus andrachne* L. с помощью светового (СМ) и электронных (сканирующего, СЭМ и просвечивающего, ТЭМ) микроскопов. Материал собирали в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург (*E. arborea*, *E. canaliculata*, *E. lusitanica* и *E. scoparia*), в Австрийских Альпах на высоте 1000 м над ур. м. (*E. carnea*, *C. vulgaris*), в Никитском Ботаническом саду (*A. andrachne*), в лесах Ленинградской обл. (*C. vulgaris*).

Образцы фиксировали в смеси глутаральдегид-формальдегид на 0.1 М фосфатном буфере с pH 7.4, промывали фосфатным буфером и дофиксировали 2%-й четырехокисью осмия. Материал обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и в абсолютном ацетоне, заливали в смесь эпон 812—аралдит М.

Исследовали поперечные срезы листьев разных размеров. Тонкие и ультратонкие срезы получали на ультрамикротомах LKB-III и Ultracut-E. Тонкие срезы окрашивали 0.1%-м раствором толуидинового синего, ультратонкие — уранилацетатом и цитратом свинца.

Изучение и фотографирование тонких срезов осуществляли с помощью СМ NU-2 (Carl Zeiss, Jena), ультратонких — с помощью ТЭМ Hitachi H-600 и Tesla BS-500.

Поверхность листьев с абаксиальной стороны изучали на СЭМ JSM-35. Образцы фиксировали глутаральдегидом, проводили через серию спиртов возрастающих концентраций и помещали в раствор амилацетата. Высушивание проводили при критической точке углекислоты на Critical Point Dryer HCP-2. Высушенный материал приклеивали на предметные столики и напыляли золотом.

Результаты исследований

Виды рода *Erica*. Терминальные почки изученных видов рода Erica голые. т. е. не имеют дополнительных покровов в виде чешуй. 1-й листовой зачаток на поперечном срезе имеет бобовидную (почковидную) форму. Небольшое углубление находится в центре абаксиальной стороны листа (табл. I, *1*). По мере роста листа углубление увеличивается за счет роста краев листа и клеток адаксиальной эпидермы (табл. I, *2*). У 3-го листового зачатка образуется замкнутая полость (табл. I, *3*). наружная поверхность которой представлена адаксиальной эпидермой, а внутренняя абаксиальной. Абаксиальная эпидерма в это время состоит из изодиаметрических (*E. carnea*, *E. lusitanica* и *E. scoparia*) или палисадообразных клеток с плотной цитоплазмой (*E. arborea*). У *E. lusitanica* и *E. scoparia* в изодиаметрических клетках обнаруживаются мелкие пластиды с развитой тилакоидной системой. Клетки абаксиальной эпидермы слабо вакуолизированы, в то время как клетки адаксиальной эпидермы и подлежащие клетки мезофилла вакуолизированы сильнее. Лист снаружи имеет шов, который образован в результате плотного прилегания друг к другу краевых (маргинальных) клеток листового зачатка. В ТЭМ на поперечных срезах различима узкая щель между кутикулами (табл. I, *3*, *5*, *6*). Уже на этой стадии развития листа у маргинальных клеток намечается образование субкутикулярного пространства. На поперечных срезах на более поздних стадиях выявляется разница в кутикулах адаксиальной и абаксиальной поверхностей. Клетки абаксиальной поверхности листа в это время покрыты тончайшей кутикулой, едва различимой при помощи ТЭМ (*E. arborea*, *E. canaliculata*, *E. carnea*) (табл. I, *4*) или бо-

лее толстой кутикулой (*E. lusitanica* и *E. scoparia*). Кутикула, покрывающая клетки адаксиальной эпидермы, плотно прилегает к клеточной стенке и значительно толще кутикулы, покрывающей маргинальные клетки. Последняя отходит от клеточной стенки и волнообразно изгибается, при этом выпуклости кутикулы одного края листа входят в углубления, образованные кутикулой другого края листа (табл. I, *6*). Поверхность соприкосновения краевых клеток варьирует у разных видов. В образовавшейся субкутикулярной полости между клеточной стенкой и кутикулой краевых клеток обнаруживается фибриллярное вещество, а под самой кутикулой — электронно-темное вещество (табл. I, *6*), предположительно, пектиновой природы. Замкнутая полость, образованная во время роста листа, заполнена сетью фибрилл (вероятно, слизью) и игольчатыми кристаллами (*E. arborea*, *E. lusitanica*).

У 4-го или 5-го листьев на многих клетках абаксиальной эпидермы в результате периклинальных делений закладываются волоски (табл. II, *1*). Первые зачатки волосков появляются вблизи маргинальных клеток (табл. I, *3*). У *E. scoparia* и *E. lusitanica* волоски обнаружены на более ранних стадиях развития листа (табл. I, *3*), чем у *E. arborea*, *E. canaliculata* и *E. carnea.* У последних 3 видов образование внутренних волосков следует сразу же за маргинальными. У *E. lusitanica* и *E. scoparia* внутренние волоски появляются значительно позже маргинальных. Зачатки волосков не вакуолизированы и имеют тонкую наружную клеточную стенку и кутикулу (табл. II, *2*). При заложении волосков в абаксиальной эпидерме начинают формироваться устьица. При этом у *E. arborea*, *E. canaliculata* и *E. carnea* формирование устьиц опережает формирование волосков, а у *E. lusitanica* и *E. scoparia*, наоборот, формирование волосков (особенно вблизи маргинальных клеток) опережает формирование устьиц. В клетках растущих волосков у *E. lusitanica* и *E. scoparia* отмечаются преобладание лейкопластов и наличие стопок цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, а у *E. arborea*, *E. canaliculata* и *E. carnea* наиболее характерными компонентами клеток являются крупные митохондрии и мелкие лейкопласты чашевидной формы с плотной стромой.

По мере роста волосков в них формируется крупная вакуоль и развивается кутикула. Кутикула отходит от клеточной стенки, образуя субкутикулярную полость неравномерного размера (табл. II, *2*). На поперечных срезах видно, что на поверхности волосков и основных клеток абаксиальной эпидермы имеются небольшие петлеобразные складки кутикулы (табл. II, *3*). В субкутикулярном пространстве различимы отложения разной электронной плотности (табл. II, *3*).

По мере роста волосков в длину количество складок кутикулы значительно увеличивается. Растущий волосок оказывается в кутикулярном чехле, не ограничивающем рост волоска (табл. II, *4*). Далее из субкутикулярной полости волосков исчезает фибриллярное вещество. Сами полости тоже исчезают в результате растягивания кутикулы при росте волоска и слипания противолежащих складок кутикулы (табл. II, *5*). Появляется новый сплошной слой кутикулы. Ранее отложенная кутикула, ограничивавшая субкутикулярные полости, оказывается снаружи от вновь образованного слоя кутикулы. Вновь отложенный слой кутикулы частично заливает мелкие складки первичной кутикулы так, что складок становится не только меньше, но они делаются и короче. Более сильное, чем на волосках, нарастание кутикулы наблюдается на маргинальных клетках листа, особенно у *E. lusitanica* и *E. scoparia*.

У зрелых листьев изученных видов рода *Erica* на абаксиальной стороне имеется желобок, который образовался из замкнутой полости в результате расхождения сомкнутых кутикул маргинальных клеток, разрастания центральной жилки листа и краевых волосков. В абаксиальной эпидерме зрелых листьев находятся многочис-

ленные волоски и устьица. Краевые волоски, смыкаясь друг с другом апикальными частями, образуют свод, тем самым прикрывая желобок. У *E. lusitanica* и *E. scoparia* желобок закрыт также кутикулярными наростами с множеством выростов, которые развиваются на маргинальных клетках. С помощью СЭМ видно, что на поверхности волосков и основных клеток абаксиальной эпидермы имеются продольные и поперечные ребра и складки кутикулы (табл. II, *6*).

Arbutus andrachne. С помощью ТЭМ на абаксиальной эпидерме листа, достигшего половины окончательного размера, обнаруживаются лишь небольшие складки кутикулы (табл. III, *1*, *2*). Полость образовавшейся складки часто заполнена серым хлопьевидным веществом (табл. III, *2*), реже в ней наблюдаются электронно-плотные включения, от которых отходят тонкие фибриллы. У отделившейся от клеточной стенки кутикулы с внутренней стороны имеется электронно-плотный слой (табл. III, *1*, *2*). В кутикулярном слое видна тонкая сеть фибрилл (дендриты), которые на всем протяжении кутикулы не достигают ее наружного края. У зрелого листа складки кутикулы на абаксиальной эпидерме немногочисленны и сосредоточены в основном в промежутках между проводящими пучками. Складки небольшие, иногда ветвистые. У некоторых складок сохраняются остатки субкутикулярной полости, заполненной хлопьевидным веществом (табл. III, *3*).

Calluna vulgaris. Формирование желобка у *C. vulgaris* происходит иначе по сравнению с исследованными видами *Erica*. 1-й листовой зачаток на поперечном срезе имеет форму овала. У 2-го и 3-го листовых зачатков происходят согласованные изменения: у 2-го — со стороны абаксиальной эпидермы, а у 3-го — со стороны адаксиальной. В центральной части адаксиальной эпидермы 3-го листового зачатка происходит формирование своеобразного киля (табл. III, *4*, *5*), состоящего из пары клеток (во всех остальных клетках этой эпидермы в периплазматическом пространстве уже имеется слизь). По мере роста листа в формировании киля принимает участие большее число клеток. Образующийся киль вдается в центральную часть абаксиальной эпидермы выше расположенного по оси 2-го листового зачатка. Последний в этой части изгибается (табл. III, *4*). Части абаксиальной стороны листа, расположенные справа и слева от образующегося желобка, разрастаются, и на поперечном срезе мы видим фигуру, напоминающую «бабочку» (табл. III, *5*). У листьев, достигших большей степени зрелости, киль на адаксиальной эпидерме отсутствует. Сильного разрастания центральной жилки, как у видов *Erica*, у *C. vulgaris* не происходит. Большинство устьиц образуется в желобке, по краям которого развиваются одноклеточные трихомы. Небольшое количество устьиц формируется и на боковых сторонах листа, которые морфологически являются абаксиальными.

Клетки абаксиальной эпидермы *C. vulgaris* до образования волосков вакуолизированы. Устьица начинают формироваться раньше образования волосков. В образовании волосков участвует значительно меньшее число клеток, чем у видов *Erica*. В большом количестве волоски образуются по краям желобка (табл. III, *8*), а в небольшом количестве внутри желобка. В молодом волоске хорошо различимы ядро, митохондрии, мелкие хлоропласты с крахмальными зернами и липидные капли, много мелких вакуолей с электронно-плотным веществом. Клеточные стенки снаружи покрыты тонкой кутикулой. По мере роста волоска образуется крупная центральная вакуоль, цитоплазма занимает пристенное положение и в ней хорошо различимы все органеллы (табл. III, *6*, *7*). На клеточных стенках развивается довольно мощный кутикулярный покров. Он состоит из однородного наружного слоя и внутреннего слоя с массой прожилок, отходящих от клеточной стенки. Прожилки ориентированы в разных направлениях. На поверхности волосков появляются кутикулярные бугорки (табл. III, *6*), в которые проникают фибриллы из внутреннего

кутикулярного слоя, ориентированные перпендикулярно поверхности волоска (табл. III, *7*).

У зрелых листьев *C. vulgaris* на поверхности как волосков, так и основных клеток абаксиальной эпидермы наблюдаются небольшие складки, а у основания волосков имеются бородавчатые выросты (табл. III, *8*). На поперечных срезах видно, что это выросты кутикулы (табл. III, *7*). Внутренняя часть волосков лишена цитоплазмы, а их клеточная стенка состоит из фибриллярного материала, ориентированного на продольных срезах вдоль длинной оси волоска.

В результате проведенного исследования обнаружено, что со стороны абаксиальной поверхности при формировании листа у видов *Erica* и *C. vulgaris* происходит ряд последовательных изменений. Первый листовой зачаток у изученных видов на поперечных срезах имеет сходные очертания — он овальной формы. Расхождения в развитии листьев начинаются со 2-го листового зачатка. Растущая листовая пластинка видов *Erica* начинает заворачиваться не к апексу побега, а от него в результате разрастания краевых клеток и клеток адаксиальной эпидермы. У *C. vulgaris* в результате разрастания 2 центральных клеток адаксиальной эпидермы образуется киль, который приводит к образованию желобка на абаксиальной эпидерме более молодого листа.

Обсуждение

В литературе отсутствуют указания относительно обнаруженных нами особенностей развития листьев у представителей *Erica*. Строение листьев на ранних этапах развития (заложение на конусе нарастания, маргинальный рост) и зрелых, полностью сформированных листьев *Erica* описаны в работах разных авторов (Hara, 1956, 1958; Napp-Zinn, 1974; Böcher, 1981). Имеются лишь упоминания, что листья видов *Erica* и *Arbutus* относятся к так называемому «закрученному назад» (revolute) типу — наружная эпидерма развивается раньше и сильнее, чем внутренняя (Hara, 1956; Böcher, 1981). Нами установлено, что 2 желобка (Napp-Zinn , 1974), расположенные по обеим сторонам центральной жилки и заполненные волосками и устьицами, у *E. scoparia* и *E. lusitanica* образуются в результате сильного разрастания центральной жилки и окружающих ее клеток. В самом начале развития у листочков имеется только одна полость. У листьев *E. arborea*, *E. carnea* и *E. canaliculata* имеется только 1 желобок (Napp-Zinn, 1974), так как центральная жилка и окружающие ее клетки разрастаются не так сильно, как у предыдущих двух видов.

Рядом авторов отмечается (Napp-Zinn, 1974; Böcher, 1981; Leinfellner, 1959), что у *Calluna* с самого начала развития листа образуется 1 желобок в центральной части нижней эпидермы. Нами установлено, что образование желобка происходит в результате согласованного развития пары листьев. В отличие от видов *Erica* разрастания центральной жилки у *Calluna* не происходит. В желобке *Calluna*, как и у видов *Erica*, находятся волоски и устьица. Кроме желобка, устьица у *Calluna* формируются и на боковой, морфологически абаксиальной стороне листа. О том, что у представителей видов сем. *Ericaceae* имеются настоящие и ложные края, сообщалось ранее (Houard, 1904; Leinfellner, 1959).

У свернутого молодого листа *E. arborea*, *E. carnea* и *E. canaliculata* клетки абаксиальной эпидермы палисадообразно вытянуты. В таком виде они напоминают секреторные структуры, которые развиваются на листьях ряда видов (Васильев, 1977) и составляют интегументальный тапетум сложноцветных (Александров, Савченко, 1951; Васильев, Плиско, 1971). На более поздних стадиях у клеток абакси-

альной эпидермы и растущих волосков развивается субкутикулярное пространство за счет усиленного синтеза кутикулы. Развитие субкутикулярного пространства характерно для многих секреторных структур (Васильев, 1977; Колалите, 1994; 1996; Kolalite, 1998; Данилова, Кашина, 1999). У изученных нами видов *Erica* с ростом листа происходят освобождение субкутикулярной полости от секретируемых веществ и слипание разных участков кутикул, в результате чего образуются продольные и поперечные ребра на абаксиальной поверхности. В субкутикулярном пространстве и замкнутой полости листа откладываются вещества пектиновой природы и игольчатые кристаллы. Анализируя литературные данные, можно предположить, что клетки абаксиальной эпидермы изученных видов секретируют вещества пектиновой природы или простые сахара (Васильев, 1977; Колалите, 1994; Kolalite, 1998). Помимо сахаристых, клетки выделяют сопутствующие вещества, обнаруживаемые в виде игольчатых кристаллов. Эти кристаллы могут представлять собой вещества флавоноидной природы — гесперидин (Яковлева, Кравцова, 1999) или соединения кремния (Яковлева, 1997). Наличие в растущих волосках мелких лейкопластов часто чашевидной формы, крупных митохондрий и неровных стопок цистерн гранулярного ЭР также указывает на секреторную функцию клеток абаксиальной эпидермы и растущих волосков *Erica.* Сходный набор органелл обнаруживается в железках у *Galphimia brasiliensis*, продуцирующих значительные количества липидов и небольшие — полисахаридов (Castro et al., 2001). Значительные количества липидов в виде кутикулы производятся и клетками абаксиальной эпидермы изученных нами видов. Образование полисахаридов происходит в незначительных количествах. Об этом свидетельствует наличие фибриллярного вещества в субкутикулярной полости и замкнутой полости растущего листа.

Проведенное исследование показало, что у представителей сем. *Ericaceae* кутикулярные складки на абаксиальной поверхности листа имеют разное строение. У видов *Erica* складки достигают значительной высоты, часто соединяются друг с другом и образуют сеть на поверхности клеток нижней эпидермы. У *A. andrachne* складки меньших размеров. На поперечных срезах видно, что у видов *Erica* и *A. andrachne* они образованы двумя плотно прилегающими друг к другу кутикулами. У *C. vulgaris* бугорки и складки являются выростами кутикулы. О наличии на поверхности трихом выростов и бородавок у представителей других семейств сообщается в ряде работ (Solereder, 1899; Theobald et al., 1979; Wilkinson, 1979; Мирославов, 1974). Из работ, выполненных с применением ТЭМ, видно, что внутреннее строение складок на поверхности эпидермы различается не только у представителей сем. *Ericaceae*, но и у представителей разных систематических групп (Мирославов, 1974; Паутов и др., 2002, 2003; Pautov et al., 2001). Ребра могут образовываться и в результате сильного развития на пектиновой прослойке клиновидных выростов, например, у некоторых ксерофитных представителей сем. *Fabaceae* (Кравкина, 1979). У изученных нами представителей сем. *Ericaceae* не происходит сильного развития пектиновой прослойки.

На всем протяжении развития гипостоматных листьев видов рода *Erica* обнаруживаются разные приспособления для защиты от потери воды через абаксиальную эпидерму. На самых ранних стадиях развития листа клетки абаксиальной эпидермы меристематические и практически лишены кутикулы. В этот период устьица в нижней эпидерме отсутствуют, а сами молодые листья хорошо защищены от потери влаги более зрелыми. По мере «перемещения» листа из внутренних рядов почки к наружным у 2-го и 3-го листьев на абаксиальной стороне начинает формироваться замкнутая полость. Замкнутую полость у молодых листьев видов *Erica* можно рассматривать как влажную камеру, аналогичную таковой, которая развивается

у бутонов цветковых растений (Александров, Добротворская, 1964а, б). Находящиеся в полости камеры вещества (слизь, сахара и соединения кремния) являются дополнительными средствами, предотвращающими потерю воды поверхностью, лишенной устьиц и кутикулы. Клетки адаксиальной эпидермы в этот же период более крупные, имеют центральную вакуоль, а их поверхность покрыта довольно толстой кутикулой. Толстую кутикулу на клетках адаксиальной эпидермы и образование замкнутой полости со стороны абаксиальной эпидермы, в которой еще отсутствуют устьица, а кутикула развита крайне слабо, можно рассматривать как защитные приспособления листьев *Erica*, связанные с отсутствием наружных покровов у их терминальных почек. По мере роста листа *Erica* в абаксиальной эпидерме происходят формирование устьиц и волосков, интенсивное отложение кутикулы, в результате чего образуется складчатый кутикулярный футляр и начинается раскрытие замкнутой полости за счет разрастания краевых волосков.

В зрелом состоянии абаксиальная эпидерма изученных видов *Erica* и *C. vulgaris* выстилает поверхность желобка, в котором концентрируются устьица и волоски. Желобки, в которых располагаются устьица, отмечаются у многих ксерофитов (Раздорский, 1949; Burrows, 2001). Нередко в этих желобках сосредоточены трихомы. По мнению некоторых авторов, совокупность волосков служит для уменьшения циркуляции воздуха, задерживает внедрение воды в желобки, замедляет устьичную транспирацию (Имс, Мак Даниэльс, 1935; Böcher, 1981). Однако, по нашему мнению, кутикулярные складки и выросты на волосках и клетках абаксиальной эпидермы, участвуя в регуляции водного баланса листа, у разных видов выполняют разные функции. У видов *Erica* и *A. andrachne* кутикулярные складки выполняют механическую функцию и служат для увеличения поверхности, уменьшающей потерю через устьица. У *C. vulgaris* за счет бугорков и складок, в которых более сильно развита сеть пектиновых прожилок, увеличивается поверхность испарения. Выделительной функции этих волосков, вероятно, способствует и внутреннее их строение: в зрелом листе волоски практически лишены цитоплазмы, а их клеточные стенки толстые и состоят из рыхло расположенного фибриллярного материала.

Заключение

Изучены особенности строения абаксиальной эпидермы на разных этапах формирования листа у отдельных представителей сем. *Ericaceae.*

Обращает на себя внимание то, что у представителей одного подсем. *Ericoideae*, таких как *Erica* и *Calluna*, обнаруживаются разные способы образования кутикулярных складок, а у представителей разных подсемейств *Ericoideae* и *Vaccinioideae*, таких как *Erica* и *Arbutus* — сходные. В системе магнолиофитов (Тахтаджян, 1987) все 3 рода занимают разное положение в своих подсемействах. Так, *Erica* и *Arbutus* являются наиболее примитивными в своих подсемействах. Сходный способ образования кутикулярных складок у примитивных представителей разных подсемейств одного семейства, вероятно, можно расценивать как анцестральное явление, а образование кутикулярных бородавок у *Calluna* — как более прогрессивное. По нашим данным, кутикулярные складки и бородавки у видов *Erica* и *Calluna* несут разную функциональную нагрузку. *Calluna* отличается от *Erica* и образованием желобка. У *Calluna* в образовании желобка принимает участие пара листьев. Такой механизм представляется наиболее специализированным. *Calluna* занимает более высокое место в подсем. *Ericoideae* (Тахтаджян, 1987).

Благодарности

Компьютерную обработку фотографий проводила исполнитель проекта № 00-04-48561 сотрудник Лаборатории анатомии и морфологии БИН РАН А. Н. Иванова.

Выражаем признательность научному куратору оранжерейных коллекций субтропических растений Н. Н. Арнаутову за любезно предоставленный для исследования живой материал. Особая благодарность выражается профессору Р. Baas (Leiden, The Netherlands) за участие и внимание к нашей работе. Авторы выражают глубокую благодарность А. Е. Васильеву за участие в обсуждении полученных результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-48561 и 04-04-48999).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Добротворская А. В. Об особенностях организации бутонов цветковых растений // ДАН СССР. 1964а. Т. 154. № 1. С. 226—228.

Александров В. Г., Добротворская А. В. Об организации бутонов некоторых цветковых растений // Тр. Бот. инст. АН СССР. 1964б. Сер. 7. Вып. 6. С. 1—28.

Александров В. Г., Савченко М. И. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. 1951. Т. 7. № 2. С. 5—98.

Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 183 с.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Васильев А. Е., Плиско М. А. Электронномикроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка *Calendula officinalis* L. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 8. С. 335—346.

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. Структурные основы актиноритмической регуляции цветения. СПб., 1999. 218 с.

Имс А. Дж., Мак-Даниэльс Л. Г. Введение в анатомию растений. М., Л.; 1935. 332 с.

Колалите М. Р. Динамика ультраструктуры головчатых железистых волосков *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* (*Lamiaceae*) в связи с синтезом ими гликопротеинов // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 34—42.

Колалите М. Р. Особенности морфологии и ультраструктуры железистых трихом листьев *Nepeta cyanea* Stev., *N. cataria* L. var. *citriodora* Balb. и *Scutellaria baicalensis* Georgi // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 3. С. 65—73.

Кравкина И. М. Ультраструктура и формирование кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л., 1979. 28 с.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Паутов А. А., Яковлева О. В., Колодяжный С. Ф. Микрорельеф поверхности листьев у тополей // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 63—72.

Паутов А. А., Яковлева О. В., Гордиенко Ю. В. О сходстве строения эпидермы листа у представителей семейств *Flacourtiaceae* и *Salicaceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 84—89.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Яковлева О. В. Об игольчатых кристаллах покрытосеменных растений // Тр. междунар. конф. по анат. и морф. раст. СПб., 1997. С. 151—152.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Böcher T. W. Evolutionary trends in Ericalean leaf structure // Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 1981. Vol. 23. N 2. P. 3—64.

Burrows G. E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 411—430.

Castro M. A., Vega A. S., Mulgura M. E. Structure and ultrastructure of leaf and calyx glands in *Galphimia brasiliensis* (*Malpighiaceae*) // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 11. P. 1935—1944.

Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
Hara N. Development of the leaf margin in the *Ericaceae* (a preliminary report) // Bot. Mag. Tokyo. 1956. Vol. 69. N 820—821. P. 442—448.
Hara N. Structure of the vegetative shoot apex and development of the leaf in the *Ericaceae* and their allies // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1958. Ser. III. Vol. 7. N 7. P. 367—450.
Houard C. Recherches anatomiques sur les galles de tiges: acrocecidies // Ann. Sci. nat. Ser. 8, Bot. 1904. Vol. 20. P. 289—384.
Kolalite M. R. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two Nepeta cataria chemotypes (*N. cataria* and *N. cataria* var. *citriodora*) // Nor. J. Bot. 1998. Vol. 18. P. 589—598.
Leinfellner W. Die falschen Rollblätter der Frankeniaceen, in Vergleich gesetzt mit denen der Ericaceen // Öster. bot. Zeitschr. 1959. Bd 106. Hf. 3—4. S. 325—351.
Ljungström E. Bladets bygnad inom familjen Ericineae // Lunds Univ. Ars-Skr. 1882—1883. Vol. 19. Abt. 4. N 4. P. 1—47.
Metcalfe C. R., *Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1957. Vol. II. 1500 p.
Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Stuttgart, 1973. Spez. Teil. Bd 8. Tl. 2A, 1. Lieferung. S. 1—764.
Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Stuttgart, 1974. Spez. Teil. Bd 8. Tl. 2A, 2. Lieferung. S. 765—1424.
Pautov A. A., *Laberche J.-C.*, *Yakovleva O. V.*, *Kolodjazhnii C. F.* Plicated microrelief of the leaf surface of poplars // Rev. Cytol. Biol. veget. — Le Botaniste. 2001. T. 24. Fas. 1—2. P. 7—13.
Petersen H. E. The structure and biology of arctic flowering plants. I. *Ericineae* (*Pirolaceae*, *Ericaceae*). 2. The biological anatomy of the leaves and of the stems // Medd. øm Grønland. 1908. Vol. 36. P. 75—138.
Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.
Theobald W. L., *Krahulik J. L.*, *Rollins R. C.* Trichome description and classification // Anatomye of the dicotyledons / Ed. by C. R. Metcalfe, L. Chalk. Oxford, 1979. Vol. I. P. 40—62.
Wilkinson H. P. The plant surface (mainly leaf). Part V. Cuticle // Anatomye of the dicotyledons / Ed. by C. R. Metcalfe, L. Chalk. Oxford, 1979. Vol. I. P. 140—156.

SUMMARY

The leaves of 5 species of *Erica*, *Arbutus andrachne* and *Calluna vulgaris* were studied. The margins of leaf blade in the *Erica* species during their growth curl out of the shoot apex, instead of toward, to produce a closed space, covered with the abaxial epidermis. As the leaf develops, stomata and trichomes form in the abaxial epidermis, and the leaf expands. The leaves of *C. vulgaris*, as a result of coordinated development of a pair of leaves, have a groove on the abaxial surface, where trichomes and stomata are concentrated. The leaves of *Erica* species, *A. andrachne* and *C. vulgaris* develop cuticle folds and tubercles on the surface of the abaxial epidermal cells. The folds in *Erica* and *A. andrachne* are formed by two closely adjoining cuticles. The tubercles and folds in *C. vulgaris* are local cuticle emergences. The cuticular formations are supposed to have different functions in the studied species.

УДК 581.8 : 582.572.2 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 9

© Е. А. Мирославов, Е. М. Бармичева, Н. В. Ходорова

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ КЛЕТОК ОСНОВНОЙ ТКАНИ ДОНЦА ЛУКОВИЦЫ *SCILLA SIBIRICA* (*LILIACEAE*)

E. A. MIROSLAVOV, K. M. BARMICHEVA, N. V. KHODOROVA.
SEASONAL CHANGES IN THE CELL STRUCTURE OF GROUND TISSUE IN *SCILLA SIBIRICA* (*LILIACEAE*) CORM BULBS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Miroslav@KD1537.spb.edu
Поступила 25.01.2005

Исследованы сезонные изменения ультраструктуры клеток основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica.* Основное внимание уделено структуре пластид и степени развития эндоплазматического ретикулума. В летнее время пластиды представлены типичными амилопластами, в которых весь объем занимает одно крупное крахмальное зерно. Парциальный объем стромы минимален, мембранных структур в ней не обнаружено. Гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР) высоко развит. Агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР) также довольно хорошо развит. Вакуоль заполнена хлопьевидным электронно-плотным веществом. Осенью в пластидах выявляются отдельные тилакоиды, крахмальные зерна и электронно-плотные включения, а в цитозоле отдельные профили срезов ГЭР; АЭР развит слабо.

В зимнее время структура пластид более сложная. Тилакоидная система развита относительно хорошо. Часто выявляются структуры, по внешнему виду сходные с микротрубочками. В строме нередко обнаруживаются округлые электронно-плотные включения, вероятно, белковой природы. Крахмальные зерна встречаются очень редко. Многие пластиды имеют обширные инвагинации. В их полостях находятся цистерны ЭР, которые часто прилегают к оболочке пластиды. Мембрана цистерны, обращенная к оболочке, лишена рибосом, т. е. в данном случае имеется комплекс пластида — ЭР. ЭР развит слабо. Содержимое вакуолей электронно-прозрачно. Весной пластиды не имеют ни инвагинаций, ни электронно-плотных включений, АЭР развит относительно хорошо.

Полученные данные обсуждаются в связи с возможным участием клеток основной ткани донца в биосинтезе гиббереллинов и абсцизовой кислоты.

Ключевые слова: адаптация, сезонные изменения, луковица, донце, пластиды, эндоплазматический ретикулум.

Изучению сезонной динамики структуры клеток мезофилла коры древесных растений посвящено много литературы (Красавцев, Туткевич, 1970; Pomeroy, Simonovitch, 1971; Niki, Sakai, 1981; Kuroda, Sagisaka, 1993; Sauter et al., 1996). Вскрыты глубокие изменения, происходящие в процессе адаптации растений к зиме. Сезонные изменения строения клеток луковиц ранневесенних эфемероидов еще не изучались. Вместе с тем их исследование в таком аспекте представляет большой интерес. Это прежде всего объясняется тем, что они находятся в состоянии относительного покоя летом — в период, наиболее благоприятный для роста и развития растений. Возникает вопрос, каковы структурные механизмы столь своеобразного феноритмотипа названных растений? Как нам представляется, изучение ультраструктуры клеток ранневесенних эфемероидов позволяет в какой-то мере ответить на этот вопрос. Основное внимание в исследовании уделялось изучению пластид и степени развития эндоплазматического ретикулума.

Материал и методика

В качестве объекта исследования взяты клетки основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica* L., растущего в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Как известно, продолжительность жизни этих клеток составляет три года.

Апикальную часть донца составляют клетки текущего — 1-го года жизни. Ниже находится зона клеток 2-го года. Базальную часть составляют клетки 3-го — последнего года жизни донца. Для фиксации вырезали образцы вдоль донца, т. е. от его вершины до основания. Основное внимание уделялось изучению зоны 2-го года — среднего яруса донца.

Материал фиксировали 14 июля, 3 октября, 30 декабря и 28 марта следующего года. Кусочки донца фиксировали в смеси 2.5%-го параформальдегида и 2%-го глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4), затем промывали в этом же буфере в течение 1 ч и повторно фиксировали в 2%-м OsO_4 на том же буфере в течение 3—4 ч при комнатной температуре. После осмиевой фиксации образцы промывали в серии спиртов, затем в абсолютном ацетоне и заливали в эпоксидную смесь аралдит М—эпон 812 (Fluka, Швейцария). Срезы изготавливали на ультрамикротоме LKB-III. Полутонкие срезы окрашивали в 0.1%-м растворе толуидинового синего, а ультратонкие срезы — 3.5%-м раствором уранилацетата на ацетатном буфере и цитратом свинца (Reynolds, 1967). Просматривали и фотографировали ультратонкие срезы на электронном микроскопе Hitachi H-600.

Парциальный объем крахмальных зерен определяли с помощью сетки случайного шага по методу С. Б. Стефанова (1974).

Площадь поверхности мембран ЭР в 1 мкм^3 цитоплазмы (поверхностная плотность) определяли с помощью тестовой сетки в виде параллельных линий делением удвоенного числа пересечений мембран с ними на суммарную длину линий (в микрометрах) на срезе цитоплазмы (Steer, 1981). Полученные данные анализировали с использованием Microsoft Excel 7.0.

Результаты

Июль. Ядро округлое, ретикулярного типа, имеет правильную форму (табл. I, *а*). Инвагинации и выросты не обнаружены. Помимо сравнительно мелких глыбок хроматина выявляются и очень крупные. По размерам они сопоставимы с ядрышком и в какой-то мере напоминают его. Отличия заключаются в том, что их края неровные, а плотность выше, чем у ядрышка, имеющего ровные очертания (табл. I, *а*). На срезе выявляются 2—3 таких образования хроматина и максимум 2 ядрышка.

Пластиды представлены амилопластами. Их основной объем (92.5 ± 4.2 % парциального объема) занимает одно крупное крахмальное зерно. Объем стромы минимален (табл. I, *б*). В ней имеются единичные мелкие пластоглобулы. Мембранных структур не обнаружено. Строма выявляется далеко не на всех срезах. Это, вероятно, объясняется тем, что из-за своих ограниченных размеров она не всегда попадает в плоскость среза.

ГЭР высоко развит (табл. I, *в*). Нередко скопления его цистерн, идущих параллельно друг другу, насчитывают до 30 единиц. АЭР также хорошо развит. Профили срезов его трубочек обычно располагаются по всему срезу клетки, не образуя сплошной сети (табл. I, *д*). Иногда трубочки АЭР собраны компактнее, образуя сплошную сеть (табл. I, *е*). Плотность поверхности мембран АЭР на единицу объема цитоплазмы в этих случаях составляет 4.3 ± 0.2 мкм^2/мкм^3. Плазмалемма образует многочисленные, глубоко внедряющиеся в цитоплазму секреторные лунки (табл. I, *г*). В их полостях обычно имеется фибриллярное вещество. Вакуоли резко различаются по своим размерам. Как крупные, так и мелкие содержат плотный хлопьевидный осадок (табл. I, *г*). Тонопласт относительно ровный.

Октябрь. Пластиды имеют довольно крупные крахмальные зерна (табл. II, *а*), парциальный объем которых составляет 48.0 ± 2.2 %. В строме выявляются тилакоиды, мелкие пластоглобулы и крупные плотные включения, вероятно имеющие белковую природу (табл. II, *а*). ГЭР представлен отдельными цистернами, имеющими редко расположенные рибосомы. АЭР также развит относительно слабо. Выявляются лишь отдельные профили его трубочек (табл. II, *а*). Вакуоли содержат единичные хлопьевидные включения.

Декабрь. Ядро амебоидной формы, имеет глубокие выросты и инвагинации, в полостях которых нередко находятся различные органеллы (табл. II, *б*). В это время в ядре выявляются структуры, по виду сходные с мелкими вакуолями (табл. II, *в*). Они имеют ограничивающую мембрану, напоминающую тонопласт. Пластиды сконцентрированы около ядра. Крахмальные зерна выявляются очень редко. Тилакоидная система развита слабо. Как правило, выявляются лишь единичные тилакоиды, расположенные по периферии пластиды. Иногда наблюдаются и концентрически расположенные тилакоиды (табл. II, *г*). Срезы таких пластид встречаются очень редко. В строме обнаружены трубочки, сходные по внешнему виду с микротрубочками (табл. III, *а*). Характерной чертой строения пластид зимнего времени являются обширные инвагинации. В их полостях находятся различные органеллы и чаще всего это АЭР. Его цистерны нередко примыкают к оболочке пластиды (табл. III, *б*). При этом мембрана ретикулума, обращенная к оболочке пластиды, лишена рибосом. Следовательно, нахождение цистерн в полостях инвагинаций не случайно. В данном случае, безусловно, имеет место наличие комплекса пластида—ЭР. АЭР развит слабо.

Март. Ядра округлые, правильной формы, инвагинации и выросты у них отсутствуют. Нет инвагинаций и у пластид. В строме выявляются единичные тилакоиды, трубочки, по своему строению сходные с микротрубочками (табл. III, *г*) и крахмальные зерна (табл. III, *в*). ГЭР развит слабо. Выявляются отдельные профили срезов его цистерн, мембраны которых несут редко расположенные рибосомы (табл. III, *д*). Плотность поверхности мембран АЭР на единицу объема цитоплазмы в этих случаях составляет 3.55 ± 0.15 $мкм^2/мкм^3$. Профили срезов его элементов не имеют скоплений, образующих непрерывную сеть трубочек (табл. III, *д*). Вакуоль заполнена электронно-прозрачным содержимым (табл. III, *д*).

Обсуждение

В годичном цикле происходят глубокие изменения в строении клеток основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica*. Летом ядра имеют правильную форму. С наступлением зимы у них образуются глубокие инвагинации, в полостях которых нередко находятся различные органеллы. Обращает на себя внимание и своеобразная особенность строения ядра. Зимой у ядер выявляются структуры, сходные с вакуолями. Подобные структуры описаны у ядер клеток плаценты *Lilium regale* (Singh et al., 1998). Авторы называют их ядерным ретикулумом, поскольку их мембраны, как они полагают, имеют непосредственную связь с мембранами эндоплазматического ретикулума. У подобных структур ядер донца *S. sibirica* такой связи не обнаружено. Вероятно, в данном случае имеются так называемые ядерные вакуоли, которые встречаются в ядрах, возникших в результате редукционного деления, при различного рода инфекциях, деградации клеток (Singh et al., 1998). У *S. sibirica* они имеют сезонную динамику. В чем причина таких интересных и, видимо, важных изменений, сказать трудно.

Существенно изменяется структура пластид. В летнее время (июль), когда растения находятся в состоянии относительного покоя, их основной объем занимает одно крупное крахмальное зерно. Парциальный объем стромы минимален. В октябре парциальный объем крахмального зерна значительно меньше. Это, вероятно, объясняется тем, что в летне-осеннее время крахмал пластид расходуется как запасное вещество на обеспечение ростовых процессов и процессов поддержания жизнедеятельности растений. К концу декабря происходит резкое снижение объема крахмальных зерен. Такая динамика наблюдается и при смене сезонов у древесных растений (Наумова, Мирославов, 1986). Это, видимо, прежде всего обусловлено тем, что наряду с использованием крахмала как запасного вещества происходит и превращение крахмальных зерен в сахара, поступающие в вакуоль. Они, как известно, являются криопротектантами, способствуя повышению морозоустойчивости клеток (Силаева, 1978; Simonovitch, 1963).

Кардинально перестраивается и мембранная система пластид. Летом мембранные структуры не обнаружены. В октябре выявляются лишь единичные тилакоиды. К концу декабря система тилакоидов более развита, при этом они располагаются по периферии пластид. Встречаются и концентрически расположенные тилакоиды. Довольно часто выявляются и структуры, сходные с микротрубочками. В это время у многих пластид обнаруживаются обширные инвагинации. В их полостях, как правило, находится эндоплазматический ретикулум. Его цистерны примыкают к оболочке пластиды. Мембрана ретикулума, обращенная к оболочке пластиды, лишена рибосом, а на противоположной мембране ретикулума имеются рибосомы. Следовательно, в данном случае имеется комплекс пластида—ЭР. Такие сочетания органелл выявляются лишь в зимнее время. Как известно, комплексы пластида—ЭР являются характерной чертой терпеноидогенных клеток (Васильев, 1977). К терпеноидам относится и гиббереллин. Этот гормон нередко называют гормоном цветения, полагая, что он оказывает существенное влияние на образование генеративных органов (Чайлахян, 1958; Сыртанова, Рахимбаев, 1983). Таким образом, не исключено, что комплексы пластида—ЭР могут играть определенную роль в формировании цветка. У ранневесенних эфемероидов его зачатки образуются еще осенью.

В годичном цикле резко меняется и степень развития ГЭР. В холодное время года (зима, ранняя весна, осень) встречаются лишь отдельные профили срезов его цистерн. В летнее время выявляются их скопления, насчитывающие иногда свыше 30 единиц. Наличие столь высоко развитого ГЭР коррелирует с наличием электронно-плотного осадка, находящегося в вакуолях. Это указывает на возможное участие ГЭР в синтезе хлопьевидных уплотнений вакуолей. Для установления их природы и роли в жизни растений необходимы дальнейшие исследования.

В разные сезоны года различна и степень развития АЭР. Аналогичные данные получены для клеток мезофилла, коры и других тканей древесных растений. Показано, в частности, что в осенне-зимнее время он высоко развит, а летом практически отсутствует (Силаева, 1978). Существуют самые различные предположения о роли АЭР в жизни древесных растений. По мнению Ю. Е. Новицкой (1985), в зимнее время доступ кислорода к клеткам мезофилла затруднен, поскольку устьица закрыты. Обеспечение клетки энергией осуществляется за счет анаэробного гликолиза, необходимые ферменты для которого содержат мембраны АЭР. Не исключено, что у зимующих растений АЭР принимает участие в биосинтезе липидов, которые в большом количестве накапливаются в клетках зимой (Pihakaski et al., 1987). АЭР накапливает сахара (Sauter et al., 1996). По мнению авторов, при снижении темпе-

ратуры вода из цитозоля по градиенту концентрации поступает в полость ретикулума и движется по ней к плазмалемме, а затем выходит в межклетники, т. е. АЭР функционирует как система дегидратации протопласта на стадии акклимации к холоду. В таком же плане обсуждают роль АЭР и другие авторы (Fujikawa, Takabe. 1996). О. А. Красавцев и Г. И. Туткевич (1970) также рассматривают АЭР как возможный канал выхода воды из клетки при ее гидратации в ответ на снижение температуры.

Таким образом, роль АЭР в клетках мезофилла и коры рассматривается с позиций адаптации растений к осенне-зимнему времени. Такой подход безусловно оправдан, так как высокоразвитый АЭР у древесных растений выявляется в холодное время года. В клетках основной ткани донца луковицы *S. sibirica* АЭР имеется в течение всего года и наиболее развит летом. Уже одно это обстоятельство со всей определенностью свидетельствует о том, что в данном случае он выполняет и какие-то другие функции. Как известно, АЭР является характерной чертой строения терпеноидогенных клеток (Васильев, 1977) и его максимальное развитие четко коррелирует с наиболее интенсивным биосинтезом терпеноидов (Vassilyev, 2000). К этой категории веществ относятся как гиббереллин (гормон роста), так и абсцизовая кислота (гормон, ингибирующий рост). По всей вероятности, весной АЭР участвует в синтезе гиббереллинов, а в летнее время — абсцизовой кислоты. Такой ход событий возможен, поскольку процессы метаболизма клетки могут регулироваться изменением экспрессии генов в ответ на изменение температуры (Thomashow, 1999).

Таким образом, у ранневесенних эфемероидов АЭР, вероятно, играет существенную роль в формировании столь своеобразного феноритмотипа, при котором в наиболее благоприятное для роста и развития растений время года они находятся в состоянии относительного покоя, а растут главным образом при сравнительно низких температурах.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49494).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 207 с.

Красавцев О. А., Туткевич Г. И. Электронно-микроскопическое исследование замерзания и вымерзания древесных растений // Физиол. растений. 1970. Т. 53. № 2. С. 385—393.

Наумова Л. В., Мирославов Е. А. Сезонные изменения ультраструктуры клеток феллодермы *Phellodendron amurense* (*Rutaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 200—206.

Новицкая Ю. Е. Адаптация сосны к экстремальным факторам среды // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л., 1985. С. 113—131.

Стефанов С. Б. Морфометрическая сетка случайного шага как средство ускоренного измерения элементов морфогенеза // Цитология. 1974. Т. 16. № 6. С. 785—787.

Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, 1978. 202 с.

Сыртанова Г. А., Рахимбаев И. Р. Фитогормоны и покой луковичных растений. Алма-Ата, 1983. 126 с.

Чайлахян М. Х. Гормональные факторы цветения растений // Физиол. раст. 1958. Т. 5. Вып. 6. С. 541—560.

Fujikawa S., Takabe K. Formation of multiplex lamellae by equilibrium slow freezing of cortical parenchyma cells of mulberry and its possible relationship to freezing tolerance // Protoplasma. 1996. Vol. 190. P. 189—203.

Kuroda H., Sagisaka S. Ultrastructural changes in cortical cells of apple (*Malus pumila* Mill.) associated with cold hardiness // Plant Cell Physiol. 1993. Vol. 34. P. 357—365.

Niki T., Sakai S. Ultrastructural changes related to frost hardiness in the cortical parenchyma cell from mulberry twigs // Plant Cell Physiol. 1981. Vol. 22. P. 171—183.

Pihakaski K., Pihakaski S., Karunen P., Kallio P. Seasonal changes in leaf lipids of *Diapensia lapponica*, with special reference to storage lipid bodies // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. P. 281—292.

Pomeroy M. K., Simonovitch D. Seasonal cytological changes in secondary phloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* in relation to cold hardiness // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 787—795.

Reynolds E. S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. 1967. Vol. 17. P. 208—212.

Sauter J. J., Wisniewski M. E., Witt W. Interrelationships between ultrastructure, sugar levels, and frost hardiness of ray parenchyma cells during frost acclimation and deacclimation in poplar (*Populus* × *canadensis* Moench (*robusta*)) wood // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 190. P. 451—461.

Simonovitch D. Evidence from increase in ribonucleic acid and protein synthesis in autumn for increase in protoplasm during the frost — hardening of black locust bark cells // Can. J. Bot. 1963. Vol. 41. P. 1301—1308.

Singh S., Lazzaro M. D., Walles B. The nuclear reticulum in placentae cells of *Lilium regale* is a part of the endomembrane system // Protoplasma. 1998. Vol. 203. N 1. P. 144—152.

Steer M. W. Understanding cell structure. Cambridge, 1981. 126 p.

Thomashow M. F. Plant cold acclimation, freezing tolerance genes and regulatory mechanisms // Ann. Rev. Plant Phys. 1999. Vol. 50. P. 571—599.

Vassilyev A. E. Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 61. N 4. P. 615—630.

SUMMARY

Seasonal changes of ground cell ultrastructure in the corm bulb of *Scilla sibirica* were studied. Material was fixed in July, October, December and March. The special emphasis was placed on the study of plastid structure and degree of endoplasmic reticulum development. In summer, the plastids are typical amyloplasts. Their main volume is occupied by a single starch grain. The volume fraction of the stroma is at its minimum. No membranous structures were found in it. The granular endoplasmic reticulum (GER) is highly developed. The agranular endoplasmic reticulum (AER) is also fairly developed. The vacuole is filled with the flaky electron-dense substance. In autumn, single thylakoids, large starch grains and electron-dense inclusions are seen in the plastids. Single profiles of GER sections are found in the cytosol. The AER is weakly developed.

In winter, the plastid structure is more complex. The thylakoid system is relatively well developed. The structures that are similar to microtubules in their outer appearance are often revealed. The rounded electron-dense inclusions of presumably protein nature are rather common. The starch grains are very rarely found. Many plastids bear voluminous invaginations. There are ER cisternae in their cavities. They are often adjacent to the plastid envelope. The cisterna membrane facing the envelope is devoid of ribosomes indicating the formation of the plastid-ER complex. The endoplasmic reticulum is weakly developed. The vacuolar content is electron-translucent. In spring, plastids bear neither invaginations nor electron-dense inclusions. The AER is relatively well developed.

The data obtained are analyzed in connection with the possible involvement of the corm bulb ground tissue in gibberellin and abscisic acid biosynthesis.

УДК 630*181.22; 630*181.65 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 9

© Н. Е. Судачкова, И. Л. Милютина, Л. И. Романова, Г. П. Семенова

ВЛИЯНИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ НА МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

N. E. SUDACHKOVA, I. L. MILYUTINA, L. I. ROMANOVA, G. P. SEMENOVA. LOW SOIL TEMPERATURE EFFECT ON THE MORPHOGENESIS OF VEGETATIVE ORGANS OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912) 433686
E-mail: biochem@ksc.krasn.ru
Поступила 23.09.2004

Проведено сравнительное исследование роста и морфогенеза хвои, побегов, элементов годичного кольца древесины побегов и ствола и содержания хлорофиллов в хвое 10-летних деревьев *Pinus sylvestris* в Центральной Сибири в естественных условиях и в опыте, имитирующем влияние вечной мерзлоты. Задержка оттаивания корнеобитаемого слоя почвы на 2 мес. вызывала уменьшение длины побегов и хвои, увеличение количества брахибластов на 1 см длины охвоенной части побега, уменьшение числа трахеид в радиальном ряду годичного кольца, их диаметра и толщины клеточной стенки и содержания хлорофиллов. Негативное влияние охлаждения корней на ксилогенез в большей степени проявляется в стволовой части дерева, чем в побеге. Предположительно изменения морфогенеза побегов в условиях низкотемпературного стресса обусловлены конкуренцией между ауксибластами и брахибластами за использование резервов.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, низкая температура почвы, длина хвои, длина побегов, брахибласты, годичное кольцо древесины, содержание хлорофиллов.

Общеизвестно, что в неблагоприятных условиях рост деревьев замедляется, что проявляется в уменьшении не только высоты и диаметра ствола, но и размеров метамерных органов. Адаптивные изменения длины побегов и хвои в ответ на внешние воздействия послужили основанием для оценки условий местопроизрастания по этим показателям (Бузыкин, Пшеничникова, 1973; Ефремова и др., 1996, 2001). Наиболее наглядно неблагоприятное воздействие факторов внешней среды проявляется в северных регионах, где миниатюризация древесной растительности достигает своего предела: в результате запас древесины на 1 га может снижаться на порядок в сравнении с оптимальным (Абаимов и др., 1997); уменьшаются размеры побегов и хвои (Судачкова и др., 1994). В условиях северной тайги замедление ростовых процессов обусловлено совместным действием ряда негативных факторов, и в первую очередь низкой температурой в ризосфере и корневой гипоксией, вызванными присутствием вечной мерзлоты. Важно выделить воздействие отдельных стрессоров для выявления специфичности их влияния на морфогенез. Известны данные о негативном влиянии корневой гипоксии на рост и развитие побегов и хвои сосны обыкновенной в заболоченных местообитаниях (Згуровская, 1965; Ширяева, 1967; Ефремов, 1977). Исследование влияния холодового стресса на рост и фенологическое состояние этого вида проводилось И. Н. Елагиным (1978). Было показано, что задержка оттаивания почвы на 1 мес. в условиях Центральной Сибири вызывает уменьшение длины годичных побегов и хвои сосны обыкновенной и сокращает срок вегетации по сравнению с европейской частью, где сокращения вегетационного периода не отмечалось.

В задачу нашего исследования помимо наблюдения за изменением роста побегов и хвои входило изучение формирования годичного кольца древесины сосны обыкновенной, а также содержания хлорофилла в хвое под влиянием пониженной температуры почвы.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служили деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в возрасте 8—12 лет, выросшие на вырубке в сосняке бруснично-разнотравном на дерново-подзолистой почве в подзоне южной тайги Средней Сибири (Емельяновский р-н Красноярского края). Наблюдения проводились на 2 участках (опытном и контрольном), каждый площадью 5 × 5 м с количеством деревьев 50—60 штук. В середине апреля снег на опытном участке был тщательно утрамбован, засыпан 30-сантиметровым слоем опилок, покрыт полиэтиленовой пленкой с отверстиями для деревьев и поверх пленки засыпан слоем снега толщиной 30 см и слоем опилок толщиной 20 см. В течение вегетационного периода с контрольного и опытного участков 4 раза отбирали по 5 деревьев, а в последний срок — 10, вырезали 5-сантиметровые участки ствола выше корневой шейки и нижние части верхушечного побега и проводили анатомические исследования на световом микроскопе: учитывали количество трахеид в слое ранней и поздней древесины годичного кольца, измеряли диаметр трахеид и толщину клеточных стенок ранней и поздней древесины. Длину побегов и хвои измеряли у 10 деревьев, включая срубленные. В средних образцах хвои срубленных деревьев определяли содержание хлорофиллов (Шлык, 1971). Температуру почвы на опытном и контрольном участках измеряли в середине и в конце каждого месяца и в момент взятия образцов с помощью почвенных термометров, установленных на глубине 20 см. Результаты обрабатывали статистически, достоверность различий оценивалась по критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Наблюдения за динамикой температуры почвы показали, что оттаивание почвы на глубине 20 см на опытном участке происходит с запаздыванием на 2.5 мес. по сравнению с контролем (рис. 1). Разница температуры почвы в контроле и опыте в июне достигает максимума (15 °C) и исчезает только к середине сентября, когда ростовые процессы у сосны полностью завершены, среднесуточная температура воздуха падает ниже 10 °C и начинается подготовка к периоду глубокого покоя.

Результаты определения возраста и высоты всех срубленных за период вегетации деревьев на контрольном и опытном участках показали их сходство (табл. 1), диаметр корневой шейки в опыте несколько ниже вследствие уменьшения годичного кольца древесины последнего года.

На опытном участке рост побегов начинается с увеличения линейных размеров почек, и в первый срок взятия образцов не отличается от контроля (рис. 2, *A*), в начале июня у контрольных деревьев начинается интенсивный рост побега, тогда как в опыте линейные размеры почки побега остаются неизменными. В конце июня, когда рост побегов в контроле уже закончился, в опыте только начинается удлинение побегов, что совпадает по времени с повышением температуры почвы в корнеобитаемом слое до 3 °C. Средняя длина побега в опыте в 4 раза меньше, чем в контроле. Для сосны обыкновенной вообще характерна высокая чувствительность ростовых реакций побегов на изменение условий освещения и влагообеспеченности, что проявляется в изменчивости длины побегов в пределах кроны (Загирова, 1997).

Рост хвои опытных деревьев вследствие охлаждения почвы также начинается на месяц позже, чем в контроле, и продолжается до середины сентября (рис. 2, *Б*).

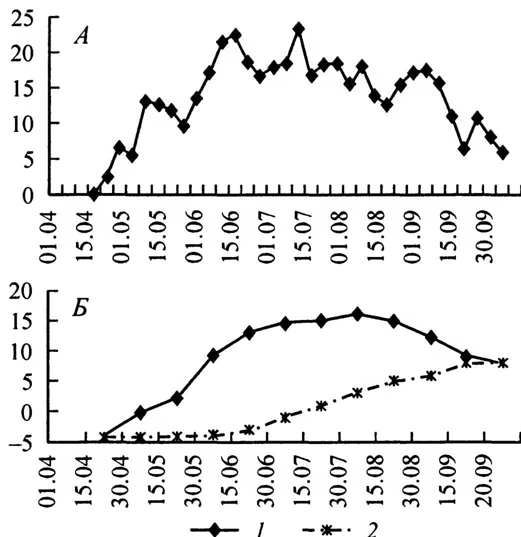


Рис. 1. Среднесуточная температура воздуха (*А*) и температура почвы (*Б*) на контрольном и опытном участках.

1 — контроль, *2* — опыт. По оси абсцисс — даты; по оси ординат — температура, °С.

Средние значения окончательных размеров хвои в опыте составляют 60 % от контроля, причем в опыте отмечается очень большой разброс значений длины хвои. Рис. 3 дает наглядное представление о варьировании длины закончившей рост хвои у различных деревьев с опытного участка. Как видим, длина хвои у деревьев, подвергшихся холодовому стрессу, может отличаться от контроля более чем на порядок.

На рис. 4 представлены результаты подсчета числа вновь образовавшихся трахеид в годичном кольце вторичной ксилемы верхушечного побега и ствола контрольных и опытных деревьев ко времени очередного отбора образцов. Судя по приведенным данным, негативное влияние охлаждения в большей степени проявляется в стволовой части дерева: если число трахеид в побеге снижается в сравнении с контролем примерно в 2 раза, то в стволе — в 4. Годичное кольцо побегов опытных деревьев начинает формироваться на месяц позже, чем в контроле, при температуре почвы около 5 °С, в стволовой части это запоздание составляет около 2 мес.

Помимо изменения линейных размеров побегов и хвои и количества клеток в годичном кольце вторичной ксилемы отмечаются разнообразные изменения формы охвоения побегов, что, по-видимому, объясняется нарушением нормальной координации роста стебля побега и хвои под влиянием холодового стресса. Наиболее часто встречающиеся варианты изменений морфогенеза побега представлены на таблице-вклейке.

ТАБЛИЦА 1

Биометрическая характеристика контрольных и опытных деревьев

Возраст, лет		Высота, см		Диаметр корневой шейки, см	
контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
10.7 ± 0.3	10.0 ± 0.4	141.0 ± 6.3	137.4 ± 6.0	2.8 ± 0.2	2.3 ± 0.2

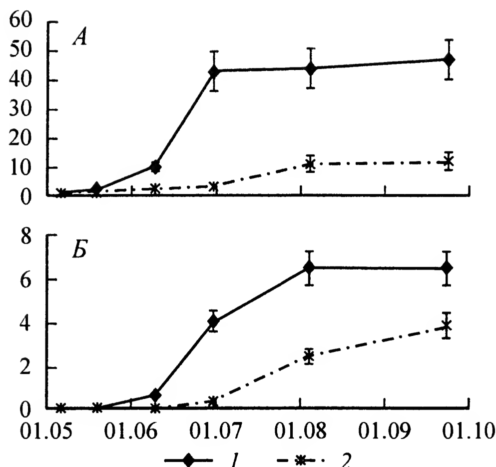


Рис. 2. Динамика роста верхушечных побегов (*А*) и хвои (*Б*) текущего года на контрольном и опытном участках.

По оси абсцисс — дата взятия образцов; по оси ординат —длина, см. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

В первом случае (см. таблицу-вклейку, *1*) — это сильно укороченный побег с умеренно укороченной хвоей («ведьмина метла»), второй вариант (см. таблицу-вклейку, *2*) — умеренно укороченный побег и сильно укороченная хвоя, размеры которой увеличиваются к верхушке побега, и третий вариант (см. таблицу-вклейку, *3*) — умеренно или сильно укороченный побег с укороченной хвоей и обесхвоенной нижней частью побега. Отмечается также целый ряд переходных вариантов, у отдельных деревьев погибала верхушечная почка, и побеги развивались из боковых почек (см. таблицу-вклейку, *4*). Часть растений погибла на стадии роста побега до начала роста хвои. Основные типы нарушения морфогенеза проявлялись

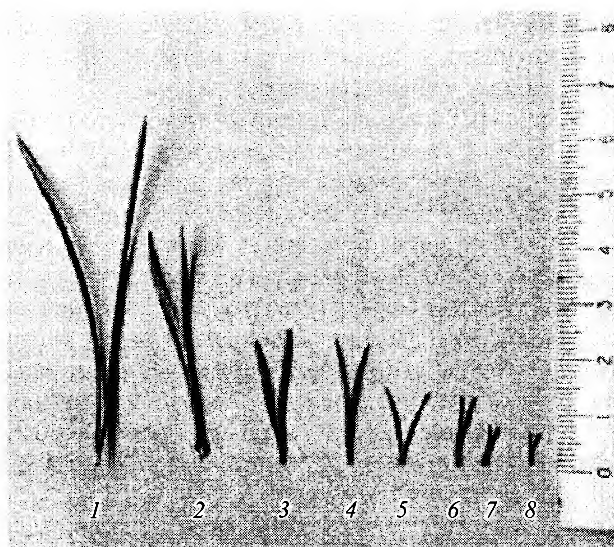
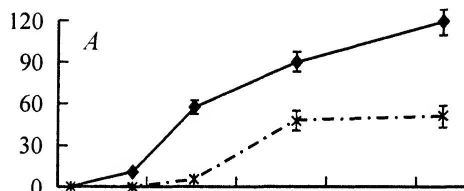


Рис. 3. Варьирование длины сформировавшейся хвои у деревьев сосны под влиянием холодового стресса.

1 — контроль, *2*—*8* — опыт.



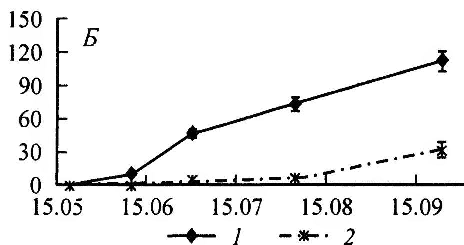


Рис. 4. Динамика роста годичного кольца древесины верхушечного побега (*А*) и ствола (*Б*) на контрольном и опытном участках.

По оси абсцисс — дата взятия образцов, по оси ординат — число трахеид в радиальном ряду годичного кольца древесины. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

в изменении числа брахибластов на 1 см длины побега и сопровождались уменьшением количества трахеид в годичном слое ксилемы, размеров трахеид и толщины их клеточной стенки (табл. 2).

Во всех вариантах нарушения морфогенеза под влиянием холодового стресса наблюдается уменьшение числа и размеров элементов годичного кольца древесины как в побеге текущего года, так и в стволе, но степень его различна. Наилучшими показателями отличается годичный прирост по диаметру в варианте с укороченным побегом: годичное кольцо древесины сформировано полностью, поздняя древесина хорошо выражена как в побеге, так и в стволе, число трахеид в радиальном ряду годичного кольца вторичной ксилемы составляет 67 % от контроля в побеге и 49 % — в стволе, размеры трахеид в побеге составляют для ранней и поздней древесины 65 и 84 % от контроля и в стволе 84 и 85 % соответственно, толщина клеточной стенки ранних трахеид в стволе составляет 72 %, а толщина поздних не отличается от контроля, в побеге эти показатели составляют 84 и 77 %.

В годичном кольце побегов с укороченной хвоей число трахеид в радиальном ряду составляет 34 %, в стволовой части 35 % от контроля, диаметр ранних трахеид в побеге и стволе составляет 76 и 82 % от контроля, а толщина клеточных стенок 90 и 69 % соответственно. Утолщения клеточной стенки, характерного для поздней древесины, не отмечено ни в стволе, ни в побеге, в стволовой части последние 2 ряда трахеид не дают реакции с флороглюцином.

В варианте с аномальным развитием побега, отличающимся обесхвоенной нижней частью, число трахеид в годичном кольце побега составляет 18 %, а в стволе лишь 8 % от контроля, диаметр трахеид в побегах достигает только 54 % и в стволе 79 % от контроля, толщина клеточных стенок трахеид в побегах составляет 81 % и в стволе 61 % от контроля, поздняя древесина не выражена, на внешней границе годичного кольца ствола имеются 4—5 рядов неодревесневших трахеид.

Во всех случаях нарушения морфогенеза наблюдается увеличение числа брахибластов, приходящихся на 1 см длины охвоенной части центрального побега (табл. 2). В варианте с укороченным побегом отмечены максимальные отличия от контроля по этому признаку, достигающие 6—7-кратной величины. Примечательно, что в варианте с укороченной хвоей доля 3-хвойных брахибластов составляет 33—42 %, тогда как в контроле — 10—12 %, на побегах с обесхвоенной нижней частью 3-хвойные брахибласты отсутствуют.

Под влиянием холодового стресса в ризосфере суммарное содержание хлорофиллов в однолетней хвое опытных деревьев достоверно ниже в мае на 33 %, в июне на 28 % за счет снижения как хлорофилла а, так и хлорофилла б (рис. 5). В августе различия сглаживаются, а в сентябре отмечается даже 8%-е увеличение содержания пигментов за счет хлорофилла *а*. В хвое текущего года опытных де-

ТАБЛИЦА 2

Влияние холодового стресса на морфогенез и развитие годичного кольца древесины сосны обыкновенной

Часть дерева	Характер нарушения морфогенеза	Количество трахеид в радиальном ряду		Диаметр трахеид, мкм		Толщина клеточной стенки трахеид, мкм		Количество брахибластов на 1 см верхушечного побега	
		всего	поздних	ранних	поздних	ранних	поздних	верх	низ
Контроль									
Ствол		112 ± 6	26 ± 1	33.9 ± 0.7	28.6 ± 0.8	2.51 ± 0.3	3.46 ± 0.21		
Побег текущего года		120 ± 4	11 ± 2	27.6 ± 0.5	19.6 ± 0.2	1.85 ± 0.29	2.57 ± 0.21	7 ± 1	6 ± 1
Опыт									
Ствол	Укороченный побег	55 ± 2	17 ± 1	28.5 ± 1.5	24.3 ± 0.9	1.82 ± 0.21	3.39 ± 0.32		
	Укороченная хвоя	39 ± 1	Нет	28.8 ± 1.1	Нет	1.72 ± 0.17	Нет		
	Обесхвоенная нижняя часть побега	9 ± 1	»	26.8 ± 0.4	»	1.53 ± 0.15	»		
Побег текущего года	Укороченный побег	80 ± 4	11 ± 3	18.2 ± 0.6	16.5 ± 0.5	1.56 ± 0.19	2.18 ± 0.20	42 ± 4	35 ± 5
	Укороченная хвоя	41 ± 2	Нет	21.0 ± 0.4	Нет	1.67 ± 0.21	Нет	11 ± 2	9 ± 2
	Обесхвоенная нижняя часть побега	21 ± 1	»	14.9 ± 0.2	»	1.50 ± 0.07	»	17 ± 3	0

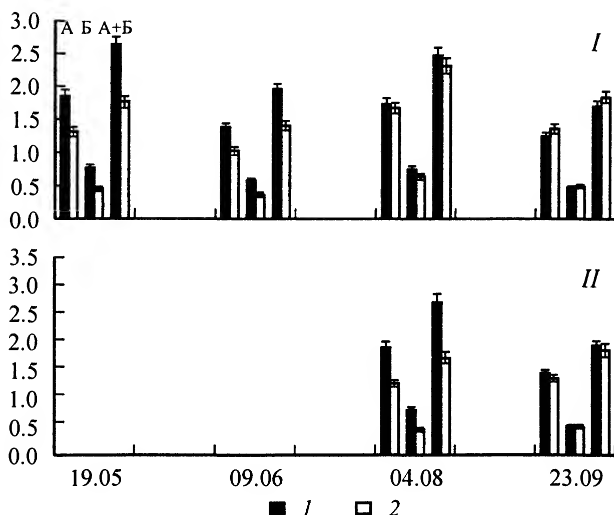


Рис. 5. Содержание хлорофиллов в однолетней хвое (*I*) и хвое текущего года (*II*).

По оси абсцисс — дата взятия образцов; по оси ординат — содержание хлорофиллов, мг/г абс. сухого вещества: А — хлорофилл а, Б — хлорофилл б. А + Б — сумма хлорофиллов а и б. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ревьев в августе содержание хлорофилла ниже на 37 %, но к сентябрю различия не превышают 5 %. Отношение хлорофиллов а : б во все сроки в однолетней хвое опытных деревьев выше (2.6—2.9), чем в контрольных (2.3—2.7), в хвое текущего года та же тенденция сохраняется в августе, а в сентябре, когда температуры почвы выравниваются, этот показатель становится выше в контрольном варианте (2.84 против 2.70).

Изменения морфогенеза, вызванные холодовым стрессом, имеют адаптивную природу и направлены на максимальную компенсацию вредных воздействий. Можно констатировать по крайней мере 2 типа стратегии адаптации к холодовому стрессу, в основе которых лежит конкуренция между ауксибластом и брахибластами: первый — доминирующее развитие брахибластов, второй — ауксибласта. В первом случае рост ауксибласта в длину останавливается, в результате чего имеющиеся в дереве резервы используются на развитие брахибластов и формирование хвои: сформировавшийся побег приобретает форму «ведьминой метлы». В этом варианте образуется редуцированное, но полностью сформированное и дифференцированное на раннюю и позднюю древесину годичное кольцо. Во втором случае все резервы используются на рост осевого побега в ущерб формированию брахибластов, в результате у брахибластов развивается сильно укороченная хвоя, но возрастает доля 3-хвойных брахибластов или брахибласты совсем не развиваются, вследствие чего формируются побеги, нижняя часть которых (до 80 % длины) лишена хвои (см. таблицу-вклейку, *3*), тогда как в нормально развитом побеге сосны обесхвоенная часть не превышает 3—6 % общей длины побега (Чепик, 1974). Холодовой стресс в ризосфере негативно влияет на процесс ксилогенеза: наиболее сильно изменяется количество трахеид в радиальном ряду годичного кольца древесины, причем в стволовой части влияние охлаждения проявляется сильнее, чем в побеге текущего года. В меньшей степени подвержен воздействию стресса диаметр трахеид и еще более консервативный признак — толщина клеточной стенки.

Если зависимость интенсивности фотосинтеза хвойных от температуры воздуха подтверждена многочисленными исследованиями, то сведения о влиянии тем-

пературы на содержание пигментов в ассимиляционном аппарате противоречивы (Лукьянова, 1982). Известно, что в зимний период содержание пигментов в хвое снижается, но в период вегетации не обнаружено корреляции между содержанием пигментов в хвое ели в естественных условиях произрастания и температурой воздуха (Годнев и др., 1969). По нашим данным, пониженная температура почвы при одинаковой температуре воздуха в контроле и опыте вызывает существенное снижение содержания хлорофиллов а и б при более интенсивном снижении концентрации хлорофилла б. По-видимому, это связано с влиянием термического стресса на активность ферментов, участвующих в регуляции синтеза и распада пигментов. Как было показано ранее (Любарская и др., 1979), холодовой стресс в ризосфере оказывает влияние на интенсивность метаболических процессов сосны через изменение уровня активности ферментов.

Выводы

1. Понижение температуры ризосферы деревьев сосны обыкновенной, имитирующее влияние вечной мерзлоты, вызывает изменение морфогенеза побегов текущего года: уменьшение длины годичного побега и хвои и количества брахибластов на единицу длины верхушечного побега, изменение доли 3-хвойных брахибластов.
2. Холодовой стресс в ризосфере негативно влияет на процесс ксилогенеза, вызывая уменьшение ширины годичного кольца древесины: наиболее сильно изменяется количество трахеид в радиальном ряду годичного кольца, в меньшей степени подвержены воздействию холодового стресса диаметр трахеид и толщина клеточной стенки. В стволе влияние охлаждения проявляется сильнее, чем в побеге текущего года, в наиболее угнетенных растениях процесс дифференцировки трахеид не закончен и поздняя древесина не выражена.
3. Пониженная температура почвы вызывает существенное снижение содержания хлорофиллов а и б при более интенсивном снижении концентрации хлорофилла б.
4. В качестве основной причины миниатюризации древесной растительности в зоне северной тайги и лесотундры может рассматриваться корневая гипотермия.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49418).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А. П., Бондарев А. И., Зырянова О. А., Шитова С. А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск, 1997. 208 с.

Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Изменчивость морфологических показателей хвои сосны обыкновенной и содержания в ней азота, фосфора и калия // Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста. Красноярск, 1973. С. 152—164.

Годнев Т. Н., Ходасевич Э. В., Арнаутова А. И. О характере сезонных изменений в содержании и соотношении пигментов у хвойных в естественных условиях в связи с температурой воздуха // Физиол. раст. 1969. Т. 16. № 1. С. 102—105.

Елагин И. Н. Реакция сосны, березы и осины на длительное снижение температуры почвы // Лесоведение. 1978. № 4. С. 53—59.

Ефремов С. П. Влияние осушения на некоторые анатомо-морфологические особенности хвои многолетних брахибластов *Pinus sylvestris* L. // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 635—643.

Ефремова Т. Т., Ефремов С. П., Мелентьева Н. В., Черкашин В. П. Оценка плодородия лесных торфяных почв Западной Сибири методами растительной диагностики // Почвоведение. 1996. № 7. С. 879—887.

Ефремова Т. Т., Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г., Аврова А. Ф., Ефремов С. П. Хвоя и побеги сосны обыкновенной на болотах как индикаторы типов условий произрастания // Krylovia. 2001. Т. 3. № 2. С. 106—114.

Загирова С. В. Анатомическая структура однолетних побегов сосны обыкновенной в разных частях кроны // Лесоведение. 1997. № 1. С. 69—76.

Згуровская Л. Н. Исследование хвои *Pinus sylvestris* L. и *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. на болотах разных типов // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 2. С. 234—237.

Лукьянова Л. М. Эколого-физиологические аспекты изучения пигментной системы растений. I. Влияние внешних факторов, сезонная и суточная динамика // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 265—277.

Любарская Т. Г., Судачкова Н. Е., Елагин И. Н. Влияние низких температур в ризосфере на активность ферментов хвои сосны обыкновенной // Роль экологических факторов в метаболизме хвойных. Красноярск, 1979. С. 55—63.

Судачкова Н. Е., Романова Л. И., Милютина И. Л., Кожевникова Н. Н., Семенова Г. П. Влияние природных стрессов на уровень и распределение углеводов в тканях сосны обыкновенной в Сибири // Лесоведение. 1994. № 6. С. 3—9.

Чепик Ф. А. Особенности формирования и строения замещающих побегов у *Pinus sylvestris* L. // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 3. С. 426—433.

Ширяева Г. А. Биосинтез и динамика пигментов в хвое сосны и ели: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. 23 с.

Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 154—170.

SUMMARY

Comparative study of growth and morphogenesis of needles, shoots, annual wood ring elements of shoots and stems, and chlorophyll concentration in the needles of 10-years self-sown trees of *Pinus sylvestris* was undertaken in the experiment imitating the permafrost influence. Two months' delay of thawing the rhizosphere induced the decrease of shoot and needle length, the increase of the brachyblast number per 1 cm of the needle-covered part of the shoot, and the decrease of tracheid number in the radial ray of annual wood ring, of their diameter and cell wall thickness, and also the diminution of chlorophyll contents. The content of chlorophyll b decreased more intensely, than of chlorophyll a. The negative effect of the root chilling on xylogenesis was manifested in stem in the greater degree than in shoots. It is hypothesised that shoot morphogenesis changes under low temperature impact depend on competition between auxiblasts and brachyblasts for the reserves utilization.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.941.1

© Т. В. Крестовская

ВИДЫ СЕКЦИИ *AMBLEIA* РОДА *STACHYS* (*LAMIACEAE*) ВО ФЛОРЕ АФРИКИ

T. V. KRESTOVSKAYA. ON SPECIES OF THE GENUS *STACHYS* (*LAMIACEAE*) SECTION *AMBLEIA* FROM AFRICA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Отдел Гербарий
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 25.02.2005

Представлены результаты изучения систематики африканских видов рода *Stachys* L. (*Lamiaceae*) из секции *Ambleia* Benth. Секция *Ambleia*, включающая около 40 видов, на территории Африки представлена 27 видами. 13 видов сосредоточено в Южной Африке, 10 видов распространено в Восточной, 4 вида — в Юго-Западной и 1 вид (*S. aegyptiaca*) — в Северной (сев.-вост. Египет) Африке. Для секции наряду с травянистой характерно наличие кустарниковой и полукустарниковой жизненных форм, а также парциальные соцветия, имеющие цветонос (более примитивные). Описаны 4 новые подсекции: *Fruticosae*, *Brevibracteolatae*, *Flavescentes* и *Burchellianae*. Высказаны предположения о древности секции и о возможном направлении миграции ее видов. Приведены основная синонимика, данные по экологии, географии, сведения о типе, комментарии.

Ключевые слова: систематика, *Lamiaceae*, *Stachys*, секция *Ambleia*, Африка.

Данная статья является продолжением изучения видов рода *Stachys* L. из секции *Ambleia* Benth. Она посвящена систематике ее представителей с территории Африки. Ранее нами были исследованы ее азиатские виды (Крестовская, 2003). В Азии секция представлена 11 видами и 1 подвидом: *S. aegyptiaca* Pers., *S. inflata* Benth. subsp. *inflata*, *S. inflata* subsp. *albo-pannosa* Rech. f., *S. kotschyi* Boiss. et Hohen., *S. laxa* Boiss. et Buhse, *S. nivea* Labill., *S. obtusicrena* Boiss., *S. palaestina* L., *S. paneiana* Moutarde, *S. subaphylla* Rech. f., *S. turcomanica* Trautv. и *S. yemensis* Hedge. Все названные виды принадлежат к описанной ниже подсекции *Brevibracteolatae*.

Работа выполнена на материале Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также ряда зарубежных Гербариев, в которых представлены африканские коллекции. Так, сборы из Экваториальной и Восточной Африки достаточно репрезентативны в Гербарии Ботанического музея университета Копенгагена (C), коллекции из Южной Африки — в Гербарии Музея естественной истории в Стокгольме (S), в Гербарии Ботанического музея Университета Лунда (LD), а также в Гербарии Университета Уппсалы (UPS). Сборы из Северной Африки были изучены нами в Гербарии Еврейского университета Иерусалима (HUJ). В этих же ботанических учреждениях нами была проработана и вся доступная литература по флоре исследуемого региона. Хотя нам не удалось изучить типовые образцы африканских видов *Stachys*, описанных G. Bentham по сборам G. F. Ecklon, C. Zeyher и J. F. Drege и хранящихся в Кью (K), мы исследовали эти виды по сборам этих же коллекторов в Гербарии LE, многие из которых оказались изотипами. Мно-

гие сложные вопросы, связанные с уточнением маршрутов коллекторов, географии Южной Африки и дат удалось прояснить по работе E. Meyer (1835), в которой содержатся комментарии J. F. Drege, по сборам которого были описаны многие виды, а также по фундаментальной сводке «Botanical exploration of Southern Africa» (Gunn, Codd, 1981). По некоторым видам из Экваториальной Африки в Гербарии LE хранится типовой материал (изотипы). Он был выделен нами из коллекций Общего сектора Гербария LE. Часть этого материала относится к видам, названия которых в настоящее время отнесены в синонимы.

Основным диагностическим признаком секции *Ambleia* является наличие у ее представителей звездчатого или дендроидного опушения. Нами был проведен достаточно подробный анализ основных морфологических признаков всех видов секции (в том числе и с территории Азии). Особое внимание было уделено таким особенностям, как тип жизненной формы, морфология листьев, соцветий, наличие или отсутствие цветоноса в парциальных соцветиях, длина прицветников и прицветничков, морфология чашечки и венчика. В результате было выявлено, что виды секции представлены следующими жизненными формами: кустарниками и полукустарниками (нанофанерофиты), полукустарничками (хамефиты) и многолетними травами (гемикриптофиты), чаще с одревесневающим каудексом, прямостоячими, реже простертыми, иногда имеющими ползучее корневище. Следует отметить, что среди прочих видов рода *Stachys*, большинство которых является травами, именно африканские виды секции *Ambleia* характеризуются наибольшим разнообразием жизненных форм, и лишь они представлены кустарниками 2—3 м выс. или полукустарниками до 1.5 м выс. Вероятно, кустарниковая жизненная форма у *Stachys* является анцестральной. Крупные или мелкие листья сидячие или с черешками присутствуют у всех перечисленных жизненных форм, не обнаруживая приуроченности к какой-либо из них. Парциальные соцветия, имеющие цветонос (вероятно, более примитивные, чем те, у которых цветонос редуцирован), также встречаются как у кустарников и полукустарников, так и у травянистых многолетников. При этом явно викарные виды (например, *S. shimperi* Vatke и *S. bizensis* Schweinf. ex Baker или *S. jijigaensis* Sebsebe и *S. glandulosa* Hutch. et E. A. Bruce) имеют различия именно по признаку наличие/отсутствие цветоноса. В целом, однако, следует отметить, что по сравнению с азиатскими видами (исключая *S. kotschyi* Boiss. et Hohen. и некоторые другие) африканские виды характеризуются значительно более длинными цветоножками, а также наличием цветоноса у парциальных соцветий (азиатские виды секции, а также все остальные виды рода лишены цветоносов, их цветоножки расположены непосредственно на стебле). Вывод о примитивности таких парциальных соцветий сделан нами на основании существования общих эволюционных тенденций в эволюции соцветий, представлений о структуре соцветий в семействе губоцветных, и в частности на основании работ А. Л. Буданцева (1992) по роду *Nepeta*, в которых он отмечает: «Морфологические преобразования соцветий в пределах видов одной секции... проходили в направлении редукции паракладиев и боковых осей...».

Наша попытка объединения видов в какие-либо группы на основе признака жизненных форм оказалась достаточно искусственной, и мы были вынуждены от нее отказаться.

В целом следует отметить, что секция *Ambleia* достаточно гетерогенна. Многие виды имеют выраженные морфологические отличия: например, двугубая чашечка у *S. burchelliana* Launert или венчик, почти не выдающийся из чашечки у *S. lamarckii* Benth. и другие, при этом они хорошо дистанцированы (изолированы) от других видов и не имеют с ними переходных форм.

Stachys caffra E. Mey. ex Benth. достаточно сильно отличается от других представителей секции своим кустарниковым габитусом (до 3 м выс.), длинным цветоносом, длинными прицветниками и прицветничками, мелкими чашечками с маленькими зубцами без заострений и желто-зеленым венчиком (такой цвет характерен только для этого вида). Этот вид мы выделяем в новую отдельную подсекцию — *Fruticosae*.

S. burchelliana на основании наличия явственно двугубой чашечки выделен нами в новую подсекцию — *Burchellianae*. Виды с желтыми венчиками, длинными прицветниками и прицветничками объединены нами в новую подсекцию *Flavescentes*. Выделение подсекций проведено с учетом знания признаков таксонов данного уровня в других группах рода.

По особенностям морфологии чашечки и венчика, включая его окраску (разные оттенки розово-красной или белые) и длине прицветников и прицветничков (мелкие, незаметные), большинство видов секции, включая азиатских ее представителей, мы объединяем в новую подсекцию *Brevibracteolatae*. Эта подсекция исключительно разнородная, такие виды, как *S. hyssopoides*, *S. dregeana* Benth., *S. dinteri* Launert, *S. zeyheri* Skan и другие обладают очень большим своеобразием и, возможно, каждый из них также следовало бы выделить в самостоятельную монотипную подсекцию. Однако отсутствие у нас по этим видам достаточного количества репрезентативного материала на данном этапе исследования не позволяет этого сделать.

Нами установлено, что в Африке секция *Ambleia* представлена 27 видами: *S. caffra*, *S. rugosa*, *S. linearis*, *S. spatulata*, *S. cuneata*, *S. dinteri*, *S. zeyheri*, *S. dregeana*, *S. hyssopoides*, *S. pseudonigricans*, *S. balensis*, *S. kulalensis*, *S. hildebrandtii*, *S. argillicola*, *S. jijigaensis*, *S. glandulosa*, *S. huillensis*, *S. andongensis*, *S. hypoleuca*, *S. schimperi*, *S. bizensis*, *S. aegyptiaca*, *S. rehmannii*, *S. lamarkii*, *S. aurea*, *S. flavescens*, *S. burchelliana*. Большинство (13) видов сосредоточено в Южной Африке, 10 видов распространены в Восточной Африке, 4 вида — в Юго-Западной Африке и 1 вид (*S. aegyptiaca*) — в Северной Африке (сев. Египет).

Анализ распространения африканских видов секции *Ambleia*, согласно флористическому районированию А. Л. Тахтаджяна (1978), выявил следующую картину. В Египетско-Аравийской провинции Сахаро-Аравийской области Древнесредиземного подцарства распространен 1 вид (*S. aegyptiaca*). В Сомало-Эфиопской провинции Эритрео-Аравийской подобласти Судано-Замбезийской области Африканского подцарства распространены 7 видов — *S. balensis*, *S. bizensis*, *S. glandulosa*, *S. hildebrandtii*, *S. jijigaensis*, *S. kulalensis* и *S. schimperi*. Последний вид также (?) распространен на территории Азии в Южноаравийской провинции этой подобласти. В Замбезийской подобласти распространено 11 видов: *S. caffra*, *S. dregeana*, *S. huillensis*, *S. hypoleuca*, *S. hyssopoides*, *S. pseudonigricans*, *S. rehmannii*, *S. rugosa*, *S. burchelliana*, *S. linearis* и *S. spatulata*. Последние 4 вида также распространены в области Карру-Намиба. В этой области встречается еще 6 видов: *S. cuneata*, *S. dinteri*, *S. zeyheri*, *S. flavescens*, *S. lamarkii* и *S. aurea*. Из них в провинции Намибия распространено 5 видов; в провинции Карру — 7 видов; в провинции Намакваленд — 4 вида. В Капской провинции Капской области Капского царства, согласно изученным нами гербарным образцам и анализу литературных данных, встречаются *S. caffra*, *S. rugosa*, *S. linearis* («Southerland a. Clanwilliam districts»), *S. dregeana* («Clanwilliam») и *S. aurea* («Clanwilliam»). При этом произрастание *S. caffra* и *S. rugosa* в этой области требует подтверждения, поскольку наши данные основываются на старых сборах Thunberg («Cape of Good Hope»), а в современной сводке «Flora of Southern Africa» (Codd, 1985) указание на их произрастание в этом районе отсутствует. Отметим также возможную неполноту нашей оценки распространения ви-

дов в Капской провинции, поскольку по некоторым видам сведения о «Флорах» по данному региону ограничиваются указанием на «Капскую область», в ее административных, а не флористических границах.

Попытка оценить, в каком направлении происходила миграция видов секции *Ambleia*, которая, как нам представляется, является одной из древних в роде (наличие кустарниковой жизненной формы, более примитивные соцветия и др.), показала, что распространение ее видов укладывается в классическую схему миграции видов ксерофильной «Флоры Welwitschia», которая, по мнению М. Г. Попова (1927, 1963), сложилась и развилась на юге Африки, откуда распространилась впоследствии по всем пустынным и ксерофильным областям Старого Света. «Многие первично-пустынные типы, имея основную область развития в ксерофильных формациях Южной, реже Тропической Африки..., после большого перерыва появляются в... пустынях Передней и Средней Азии в виде изолированных географически реликтовых видов. Иначе говоря, в пустынях Азии мы находим древние реликты пустынной флоры Южной Африки...» (Попов, 1927 : 278). Мы полагаем, что западноазиатские и среднеазиатские виды секции *Ambleia* (Крестовская, 2003) могут рассматриваться как осколок древнего нашествия южной по происхождению ксерофильной «Флоры Welwitschia» и соответственно вслед за М. Г. Поповым считаем, что миграция рода осуществлялась из Южной Африки на север (до пределов Закавказья, Сев. Ирана и Афганистана). В пользу этого предположения косвенно свидетельствует и ареал секции. Он охватывает Южную (в том числе Юго-Западную), Восточную Африку, самый северо-восток Сев.-Восточной Африки, юг Аравийского п-ова, Западную Азию (страны Ближнего Востока, Ирак, северо-восточную Турцию, Южное Закавказье, Иран, Афганистан) и Среднюю Азию (Туркменистан) (заметим, что регионы перечисляются нами не как обычно, с севера на юг, а в соответствии с общим предполагаемым направлением миграции — с юга на север).

S. aegyptiaca и ?*S. shimperi* Vatke являются видами, общими для территории Азии и Африки.

Stachys L. sect. *Ambleia* Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 563; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 490; Капелл., 1967, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 7 : 44; Bhattacharjee, 1980, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 38 : 94. — *Stachys* sect. *Stachyotypus* Benth. § *Ambleia*: Boiss., 1879, Fl. Or. 4 : 716, p. p. — *S.* sect. *Eustachys* Briq. § *Ambleia* Briq., 1897, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 265, p. p.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *AMBLEIA* РОДА *STACHYS*

1. Кустарники, полукустарники или полукустарнички . . . . . 2.
\+ Травянистые растения, чаще с одревесневающим каудексом . . . . . 15.
2. Парциальные соцветия имеют цветонос . . . . . 3.
\+ Парциальные соцветия без цветоноса . . . . . 4.
3. Листья широколанцетные, с черешками . . . . . 1. *S. caffra.*
\+ Листья обратнояйцевидные, сидячие . . . . . 6. *S. dinteri.*
4. Чашечка густо покрыта длинными шелковистыми дендроидными волосками . . . . . 5.
\+ Чашечка покрыта короткими звездчатыми волосками . . . . . 6.
5. Листья морщинистые, с нижней поверхностью беловойлочной, 2—4.5 см дл., 1—2 см шир. . . . . . 24. *S. lamarckii.*
\+ Листья почти гладкие, с редкими волосками, 1—2 см дл., 0.3—0.5 см шир. . . . . . 25. *S. aurea.*
6. Листья почти голые или с редким простым опушением и отдельными звездчатыми волосками . . . . . 10. *S. pseudonigricans.*
\+ Листья с более или менее густым войлочным опушением из звездчатых волосков . . . . . 7.
7. Полукустарнички. Растения Сев. Африки . . . . . 22. *S. aegyptiaca.*
\+ Кустарники или полукустарники. Растения не встречающиеся в Сев. Африке . . . . . 8.

8. Листья мелкие, обычно менее 2 см дл., широкояйцевидные или обратнояйцевидные, по краю городчатые . . . . . 9.
+ Листья более 2 см дл., линейные, лопатчатые или эллиптические, цельнокрайные . . . . . 10.
9. Листья обратнояйцевидные, с клиновидным основанием . . . . . 5. *S. cuneata*.
+ Листья широкояйцевидные, с усеченным основанием . . . . . 7. *S. zeyheri*.
10. Растение сероватое в высушенном состоянии . . . . . 11.
+ Растение желтоватое в высушенном состоянии . . . . . 26. *S. flavescens*.
11. Листья от узколинейных до лопатчатых; соцветия обычно 2-цветковые (реже 3—4-цветковые) . . . . . 12.
+ Листья от продолговатых до эллиптических, соцветия 2 (–4)—20-цветковые . . . . . 13.
12. Листья линейно-лопатчатые или обратноланцетовиднолопатчатые, с расширенной и закругленной верхушкой . . . . . 4. *S. spatulata*.
+ Листья узколинейные, на верхушке суженные . . . . . 3. *S. linearis*.
13. Чашечка более или менее выраженно двугубая . . . . . 27. *S. burchelliana*.
+ Чашечка не двугубая . . . . . 14.
14. Кустарники 0.3—1.2 м выс.; листья почти сидячие; венчик желтый, кремовый или пурпурный . . . . . 2. *S. rugosa*.
+ Кустарники 0.5—3 м выс.; листья с черешками 2—8 (15) мм дл.; венчик, кремовый или пурпурный . . . . . 13. *S. hildebrandtii*.
15 (1). Стебли простертые, травянистые . . . . . 16.
+ Стебли прямостоячие, чаще одревесневающие в основании . . . . . 17.
16. Листья широкояйцевидно-треугольные, в основании глубоко сердцевидные, на обеих поверхностях сероватые от густого звездчатого опушения; парциальные соцветия обычно 2-цветковые . . . . . 23. *S. rehmannii*.
+ Листья эллиптические с клиновидным или округлым основанием, зеленые на верхней поверхности, светло-зеленые — на нижней; соцветия 4—10-цветковые . . . . . 11. *S. balensis*.
17. Парциальные соцветия имеют выраженный цветонос . . . . . 18.
+ Парциальные соцветия без цветоноса . . . . . 19.
18. Растение 20—30 см выс.; листья линейные или линейно-продолговатые, 3—6 см дл., 0.5—1 см шир. . . . . . 15. *S. jijigaensis*.
+ Растение 30—70 см выс., листья овально-продолговатые, 1.5—6 см дл. и 0.4—1.8 см шир. . . . . . 20. *S. schimperi*.
19. Листья яйцевидные, с сердцевидным основанием . . . . . 20.
+ Листья линейные, ланцетовидные, продолговатые, эллиптические, с округлым или клиновидным основанием . . . . . 21.
20. Край листа городчато-пильчатый; венчик белый . . . . . 12. *S. kulalensis*.
+ Край листа мелкозубчатый; венчик фиолетово-розовый . . . . . 18. *S. andongensis*.
21. Листья в основании округлые . . . . . 22.
+ Листья в основании клиновидные . . . . . 24.
22. Чашечка с редким звездчатым опушением, иногда голая . . . . . 9. *S. hyssopoides*.
+ Чашечка густо опушенная звездчатыми волосками . . . . . 23.
23. Листья 3 см дл., 0.8 см шир.; парциальные соцветия 2 (–4)-цветковые; цветки почти сидя- чие . . . . . 8. *S. dregeana*.
+ Листья 8 см дл., 2.5 см шир.; парциальные соцветия 6—16-цветковые; цветки на цветоножках 1—5 мм дл. . . . . . 14. *S. argillicola*.
24. Венчик белый . . . . . 17. *S. huillensis*.
+ Венчик розовый, пурпурный или фиолетовый . . . . . 25.
25. Соцветие скученное;-листья почти сидячие . . . . . 19. *S. hypoleuca*.
+ Соцветие более или менее расставленное; листья на черешках . . . . . 26.
26. Растения 20 см выс., листья почти голые, лишь с отдельными волосками по жилкам, по краю городчатые . . . . . 16. *S. glandulosa*.
+ Растения 25—40 см выс., листья сероватые от опушения, край листа цельный или слабогородчатый . . . . . 21. *S. bizensis*.

Stachys L. sect. Ambleia subsect. Fruticosae Krestovsk. subsect. nov. — Frutices ad 3 m alt., stellato-tomentosi vel subglabri. Folia magna, 3—9 cm lg., 1—3 cm lt., lanceolata, petiolatis, 1—3 cm lg. Inflorescentia laxa, pedunculata. Pedicelli 3—8 mm lg. Bracteolae 10 mm lg. Calyx parvus, 4—5 mm lg. Corolla chlorotica, tubus calycem superans.

Typus: *S. caffra* E. Mey. ex Benth.

Subsectio monotypica.

Кустарники до 3 м выс., со звездчато-войлочным опушением или почти голые. Листья крупные, 3—9 см дл., 1—3 см шир., ланцетные, с черешками 1—3 см дл. Соцветия рыхлые, снабженные цветоносом. Цветоножки 3—8 мм дл. Прицветнички 10 мм дл. Чашечка маленькая, 4—5 мм дл. Венчик желто-зеленый, с трубкой, превышающей чашечку.

Тип: *S. caffra* E. Mey. ex Benth.

Монотипная подсекция.

1. *Stachys caffra* E. Mey. ex Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 495; Skan, 1910, in Fl. Cap. 5, 1 : 366; Ross, 1972, Fl. Natal. : 303; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 70.

Описан из Южной Африки («Ad caput B. Spei, prope Gekau, inter Basche et Key. [Transkei] inter Omtata et Omsamwubo (Drege)»); lectotypus (Codd, 1985), «Transkei, between Omtata and Omsamwubo rivers, Drege» — K, isolectotypus — LE!, syntypus — S!

На лесных опушках и тенистых берегах ручьев, по склонам гор на высоте 1300—2000 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (Трансвааль, Наталь, Транскей, Вост. Капской провинции).

S. caffra по габитусу хорошо отличается от других представителей секции. Это мягкий раскидистый кустарник до 3 м выс., с тонкими ветвями, крупными ланцетными, почти голыми (или густо опушенными с нижней поверхности) черешковыми листьями, длинными цветоножками, располагающимися на цветоносе (редко без цветоноса), длинными прицветниками, мелкими чашечками и необычным для *Stachys* зеленовато-желтым цветом венчика (иногда белым или кремовым).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «Zw.[ischen] Omtata u. Omsamwubo, 1000′, V [1832], Drege, — ? isolectotypus (LE); Pl. Capens. prope Gekau inter Basche et Key, 1000—2000′, VI [1832], Drege — syntypus (S); Afr. Austr. 1837, Drege (LE); Austr. Afr., [Cape] 1500′, N 588, 1882, Tyson (UPS); Afr. Austr., Reg. orientalis, in fruticetis pr. Idutiwa, 830 m, N 6277, 15 I 1895, R. Schlechter (LE); Natal, Mahwaga, Mt. Natal, 6000—7000′, N 8247, VI 1901, Medley (S); Natal, Byrne, near Richmond, N 1132, V 1932, E. Galpin (S); Prov. Transvaal, distr. Southpansberg, on Louis Trichardt road, N 10210, IV 1957, Mense (S); Natal, Weza, distr. Alfred, N 6310 I 1966, Strey (S); Natal, Utrecht distr., 1500 m, N 1646, VI 1976, [sine coll.] (S); Natal 4000′, N 1603, 15 IX 1980, O. West (PRC)».

Согласно данным протолога, вид описан по нескольким образцам, один из которых обозначен как «Ad caput B. Spei ...(Drege)» [Мыс Доброй Надежды], однако, по данным L. Codd (1985), на юго-западе Капской провинции *S. caffra* не встречается.

Stachys L. sect. Ambleia subsect. 2. Brevibracteolatae Krestovsk. subsect. nov. — Frutices, suffrutices, plantae suffruticulosae rarius herbae perennes, stellato-tomentosi, rarius sparsi stellato-pubescentes. Bracteolae pauceae, 1—2 mm lg. Corolla rosea, purpurea, cremea, rarius alba, valde rarius flava (aliter ad *S. rugosa*), tubus calycem non superans (excl. *S. hyssopoides*).

Typus: *S. inflata* Benth.

Кустарники, полукустарники, полукустарнички, реже многолетние травы, со звездчато-войлочным опушением, реже с редким звездчатым опушением. Прицветнички короткие, 1—2 мм дл. Венчик розовый, пурпурный, кремовый, редко белый, очень редко желтый (иногда у *S. rugosa*), с трубкой, не превышающей чашечку (исключая *S. hyssopoides*).

Тип: *S. inflata* Benth.

К этой подсекции относятся 22 африканских вида и все (11) азиатские виды, перечисленные нами в начале статьи.

2. *S. rugosa* Ait., 1789, Hort. Kew, 2 : 303; Benth., 1838, in E. Mey., Comm. Pl. Afr. Austr. 1, 2 : 241; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 493; Skan, 1910, in Fl. Cap. 5, 1 : 359, p. p. excl. var. *linearis* (Burch. ex Benth.) Skan; Launert a. Schreiber, 1969, in Prodr. Fl. Sudwest Afr. 123 : 31; Jacot Guill., 1971, Fl. Lesotho : 237; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 74. — *Sideritis pallida* Thunb., 1800, Prodr. : 95; Codd, 1985, l. c. : 75, pro syn. *S. rugosa* Ait. — *S. rugosa* Thunb., l. c. : 95; Codd, l. c. : 75, pro syn. *S. rugosa*. — *Stachys jugalis* Burch. ex Benth., 1834, Lab. Gen. Sp.: 562; Codd, l. c.: 75, pro syn. *S. Rugosa*. — *S. rugosa* Ait. var. *longiflora* Benth., 1838, in E. Mey., Comm. Pl. Afr. Austr. 1, 2 : 241; id., 1848, l. c. : 474; Codd, l. c. : 75, pro syn. *S. rugosa*. — *S. deserti* Benth., 1848, l. c. : 494; Codd, l. c. : 75, pro syn. *S. rugosa*. — *S. multiflora* Benth., 1848, l. c. : 492; Codd, l. c. : 75, pro syn. *S. rugosa*. — *S. crenulata* Briq., 1894, Bot. Jahrb. 19 : 192; Codd, l. c. : 75, pro syn. *S. rugosa*.

Описан из Южной Африки («Hort. Kew, introduced from Cape, Masson»); typus: K.

На скалистых склонах и в горных лугах, на выс. 2500—3000 м над ур. м. — Намибия, Южно-Африканская Республика (Карру, Намакваленд), Лесото.

Очень полиморфный вид, представлен кустарниками до 130 см выс., варьирует по многим признакам, в том числе по размерам и форме листьев — от линейно-ланцетных, до широкоэллиптических, а также по окраске венчика — от пурпурных до желтых. Вероятно, в действительности под названием *S. rugosa* объединено 2 или 3 самостоятельных вида, однако в силу недостаточного количества имеющегося у нас материала мы не считаем себя в праве описывать их в качестве новых на данном этапе исследования.

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «„Cape, Thunberg" — typus *Sideritis rugosa* Thunb. (UPS); „Cap. b. spei, Thunberg" — typus *Sideritis rugosa* Thunb. (C); „Cape, Thunberg" — typus *Sideritis pallida* Thunb. (UPS); „Caput bonae spei, Ecklon" — ? isotypus *S. desertii* Benth. (LE); Cape, Ecklon et Zeyher (sine date) (C); Cape, Ecklon, 1836 (S); Cape, Drege, 1837 (S); South. Afr. pr. O'Okiep, m. Namaland, in saxosis, 3200, N 683, IX 1883, H. Bomo (UPS); Cape, Karoo Bergen, 2000′ VII, 1896, Schlechter (S); ibid., N 8245, 21 VII 1896, id. (PR); id. Austr. Afr. Reg. Occident. 900′, N 11054, 3 IX 1897 (PR); ibid., N 11427, 1897, id. (PR); Pl. Afr. Austr. Occid. N 3633, 14 VI 1922, Dinter (C); South Afr. Occident., Great Namaqueland, N 684, 1931, I. Ortendahl (UPS); Verlaten Kloof, IX 1938, Acocks (S); ibid. 4000′, IX 1938, Walls (S); Cape, Laingsburg distr. Boschluis kloof, 3500′, XI 1938, id. (S); Laingsburg, Klein Roggevel., 5000′, XI 1939, Bond (S); Gradock distr., Wapaocberg, XII 1950, Willems (S); Cape, Clanwilliam distr., X 1954, Esterhousen (S); South. Afr. Klerksdorp. distr., 5000′ III 1967, Sheepers (S); Cape, N. Calvinia, IX 1968, Hardy (S); South. Afr. Namaqueland, Bracdam, N 951, 3 IX 1981, B. Waguire (C); Cape, east end of the top of Specatakel, stony shall slope, N 6674, 3 XI 1982, P. Goldblatt (C)».

3. *S. linearis* Burch. ex Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 559; Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 494; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 74. — *S. rosmarinifolia* Benth., 1834, l. c. : 559. — *S. rosmarinifolia* Benth. var. *burkei* Benth., 1848, l. c. : 494. — *S. recurva* Gurke, 1898, Bull. Herb. Boiss. 6 : 549. — *S. rugosa* Ait. var. *linearis* (Burch. ex Benth.) Skan, 1910, in Fl. Cap. 5, 1 : 359.

Описан из Южной Африки («Hab. in Africa australi extratropica Burchell! Cat. Geogr. N 2717»); holotypus: «Near Phillipstown, Burchell. 1738» — K; isotypus — LE!

На плоских холмах и склонах гор, местами обычен. — Южно-Африканская Республика (Карру, Оранж. Свободн. штат, Саузерлэнд, Клануильям).

Близок к *S. rugosa*, от которого отличается более компактным габитусом, более узкими листьями и 2-цветковыми парциальными соцветиями. Листья *S. linearis* обладают неприятным запахом, используются в народной медицине как средство, увеличивающее лактацию.

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «„Caput b. Spei, 1775, Thunberg (S)"; „Hb. Vahl." — typus *S. rosmarinifolia* Benth. (C); South Afr. pr. Saudrivier, 860 m, N 3894, III 1894, Schlechter (S); ibid., N 4595, 5 VIII 1894, id., (C); Karoo, Bergen, 2000′, VII 1896, id., (S); South. Afr. Verlaten Kloof, IX 1938, Acocks (S); South. Afr., Byhersdorp distr., III 1947, Sidey (S); Distr. Fauresmith, N 5714, 7 X 1955, R. A. Dyer (UPS)».

4. *S. spatulata* Burch. ex Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 559; Benth., 1838, in E. Mey. Comm. Pl. Afr. Austr. 1, 2 : 240; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 494; Skan, 1910, in Fl. Capens. 5, 1 : 362; Launert a. Schreiber, 1969, in Prodr. Fl. Sudwest Afr. 123 : 31; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 73. — *S. minima* Gurke, 1898, Bull. Herb. Boiss. 6 : 550. — *S. pachycalamna* Briq., 1903, Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 3 : 1087. — *S. karasmontana* Dinter, 1921, Feddes Repert. 17 : 203.

Описан из Южно-Африканской Республики («Hab. in Africa australi extratropica Burchell! Cat. Geogr. N 1738»); holotypus: «Cape, Griqueland West, Burchell 1738» (K).

По берегам и руслам рек в аридных и полуаридных условиях. — Намибия, Ботсвана, Южно-Африканская Республика (сев. Капской обл., Трансвааль, зап. Оранж. Свободн. штат), Мозамбик.

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «Magaliestrivier», N 1339, X [sine ann.], Zeycher (S); Bestmorburg, 1936, Olapth (S); Pl. Capens., near? Vredeforg., XII 1936, Acocks (S); S. W. Afr. Gobatis, farm. Lausitz, 48 miles N of Witvlei, V 1963, Kers (S); Sud. Afr. Kindh.-Bergland, 2000 m, N 3796, 14 XII 1963, R. Seeydel (C); S. W. Afr. Gobatis distr., 70 km N-W Gobatis, IV 1968, Wanntorp (S).

Широко распространенный вид, приуроченный к аридным и полуаридным областям. Представлен беловойлочными полукустарниками до 3 м выс. (иногда многолетними травами с ползучими корневищами), с характерными линейными или линейно-лопатчатыми листьями 1.5—5 см дл., 0.2—1.2 см шир., сложенными вдоль главной жилки. Благодаря наличию ползучих корневищ обладает способностью к расселению на нарушенных местообитаниях. Близок к *S. linearis*, от которого отличается менее выраженным одревеснением ветвей.

5. *S. cuneata* Banks ex Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 560; Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 493; Skan, 1910, in Fl. Capens. 5, 1 : 363; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 72. — *S. denticulata* Burch. ex Benth., 1834, l. c. : 560; Benth., 1848, l. c. : 493.

Описан из Южной Африки («Cape, Masson»); holotypus — BM.

На холмах по высохшим руслам рек и ручьев. — Южно-Африканская Республика (Капская обл., центр. и зап. Карру).

Вид представлен кустарниками 60—100 см выс., с толстыми беловойлочными стеблями, почти сидячими листьями с клиновидным основанием, городчатыми по

краю, с 2 (6)-цветковыми парциальными соцветиями. Согласно литературным данным (Codd, 1985), его представители характеризуются очень неприятным (зловонным) запахом, напоминающим запах падали («like dead sheep»).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южная Африка: «South. Afr., ? Krous [неразборчиво], Zeyher (S)».

6. *S. dinteri* Launert, 1957, Mitt. Bot. Staatssamml. München 2 : 313; Launert a. Schreiber, 1969, in Prodr. Fl. Sudwest Afr. 123 : 30; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 72.

Описан из Юго-Западной Африки (Намибия); typus; «South West Africa, Namibia, Maltahohe district, Tourlossie, 25 XII 1934, N 8285, M. K. Dinter» (holotypus — M, isotypus — S!).

Вдоль высохших ручьев и на пересохших руслах рек в горах. — Намибия (центр).

Эндемик Намибии, распространен только в районе гор Maltahohe и Luderitz, включен в «Красную книгу Южной Африки» (Golding, 2002). Близок к *S. cuneata* Banks ex Benth., от которого отличается парциальными соцветиями, имеющими цветонос, а также звездчато-хлопьевидным, а не звездчато-войлочным опушением, листьями, имеющими выраженную зубчатость по краю, а также короткой (5 мм дл.) трубкой венчика. Нам этот вид известен только на основании изучения изотипа.

7. *S. zeyheri* Skan, 1910, in Fl. Cap. 5, 1 : 363; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 72.

Описан из Южной Африки («Cape, Calvinia district, N 1338, Zeyher»); holotypus — K, ? isotypus — S!.

По склонам гор. — Южно-Африканская Республика (зап. Капск. обл.).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южная Африка: «?Kamor [неразборчиво], N 1338, II, Zeyher» ? isotypus (S) [образец хранится под названием *S. cuneata*].

Это растение известно только по нескольким сборам из районов Namaqueland, Calvinia и Vanrhynsdorp. Вид представлен ветвистыми кустарниками с голыми красноватыми (во взрослом состоянии) ветвями, с очень мелкими 0.5—1 см дл. и 0.5—0.8 см шир. яйцевидными, войлочно-опушенными городчатыми по краю листьями.

8. *S. dregeana* Benth., 1838, in E. Mey. Comm. Pl. Afr. Austr. : 240; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 494; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1 : 362; Jacot Guill, 1971, Fl. Lesotho : 237; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 72. — *S. foliosa* 1838, in E. Mey. Comm. Pl. Afr. Austr. : 241; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 493. — *S. lasiocalyx* Schltr., 1898, J. Bot. Lond. 36 : 317. — *S. rugosa* Ait. var. *foliosa* (Benth.) Skan, 1910, l. c. 5, 1 : 359. — *S. dregeana* Benth. var. *lasiocalyx* (Schltr.) Skan, 1910, l. c. : 362. — *S. dregeana* Benth. var. *tenuior* Skan, 1910, l. c. : 362.

Описан из Южной Африки («a. In collibus siccis prope Gaattje, 5000′; b. Wildschutsberg, 5000—6000′; c. [Cape] in summo monte Witbergen, 7000—8000′, 7949, Drege»; lectotypus, Codd, 1985: «Cape, Wittebergen, Drege 7949 c») (K), syntypus — S!.

На субальпийских лугах, на высоте 2000—3000 м. — Южно-Африканская Республика (сев. вост. Капской обл.), Лесото.

Полиморфный вид. Близок к *S. hyssopoides* Burch. ex Benth., от которого отличается более войлочными листьями.

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «Afr. austr., 1836, Ecklon (LE); Afr. austr., 1837, Drege (LE); Afr. austr., 1837, Dre-

ge, a) — ? syntypus *S. dregeana* Benth. (LE); Cap. bon. sp., Drege, b) — ? syntypus *S. dregeana* Benth. (LE); Fl. capensis, bei Gaattje, 5000′, XII 1837, Drege — syntypus *S. dregeana* Benth. (S); E. Cape, Lady Gray, distr. Witteberg, 7900′, common in stony places [sine coll., sine dat.] (S); distr. Molino, 7000, N 12119, 1979, Hilliard (S); Eastern Cape, Drakensberg's near Barkly, east 1 km of Cairntoul, 30°40′50″ S, 25°05′50″ E, 2650 m, N 682, 19 XII 1982, P. B. Phillipson (UPS); E. Cape, Barkly, east distr., common, 8400′, N 16387, II 1983, Hilliard (S); Pretoria, N 1633, XII 1992, Nahagan (LD)».

9. *S. hyssopoides* Burch. ex Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 558; id., 1838, in E. Mey. Comm. Pl. Afr. Austr. : 240; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 495; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1 : 365; Jacot Guill, 1971, Fl. Lesotho : 237; Ross, 1972, Fl. Natal. : 303; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 70. — *S. coerulea* Burch. ex Benth., 1834, l. c. : 558; id., 1848, l. c. : 495. — *S. macilenta* E. Mey. ex Benth., 1838, in E. Mey., Comm. pl. Afr. Austr. : 240; Benth., 1848, l. c. : 495.

Описан из Южной Африки; typus: «Catalogus Geographicus Plantarum Africae australis Extratropicae, N 2653»; holotypus — K; isotypus — LE!

В понижениях или по берегам рек. — Южно-Африканская Республика (Трансвааль, Наталь, Свободный штат (Orange Free State), Капская обл.), Лесото.

Это травянистое растение внешне выглядит почти голым, что очень не характерно для представителей секции *Ambleia*. Стебли и листья этого вида почти не имеют опушения. Согласно литературным данным (Codd, 1985), его подземные органы представлены ползучими корневищами, позволяющими ему осваивать нарушенные местообитания.

Исследованные образцы (specimina examinata): Южная Африка: Южно-Африканская Республика: «Cape, in planitie graminosis pr. Shiloh, 3500′, Drege — isotypus *S. macilenta* E. Mey. ex Benth. (LE) (holotypus — K); Cape, XII 1835, Ecklon et Zeyher (C); Between Kaarriver and Witbergen, 4500′, I 1837, Drege (S); Capus Bon. Spei, Zeyher (C); regio Carroidea, in fruticetis, prope Graaf-Keinet, 2500 m, IV 1890, H. Bolus (UPS); prope Elsburg, in graminosis, 1800 m, N 3548, X 1893, Schlechter (UPS); Warrlow, 13 X 1936, Olaps (S); Region Orange Free State, Kroonstad, XI 1968, Scheepers (S)». Лесото: «Maseru by Caledon River, III 1994, Hirst S)».

10. *S. pseudonigricans* Gurke, 1900, Bot. Jahrb. 28, 3 : 315; Baker, 1900, in Fl. Trop. Afr., 5 : 466; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 566.

Описан из Мозамбика; typus: «Nyassaland, 1891, J. Bughanan»; isotypus: LE!

На лесных опушках, на выс. 1200—2250 м над ур. м. — Танзания, Замбия, Мозамбик, Зимбабве.

Полиморфный вид, представлен кустарниками до 1 м выс., со стеблями, густо опушенными звездчатыми волосками. Варьирует по многим признакам, в том числе по размерам и форме листьев — от ланцетных, до широкоэллиптических, величине чашечки, а также по окраске венчиков — от пурпурных до кремовых или белых.

Исследованные образцы (specimina examinata): Танзания: «Tanzania, Mbeya distr., 54 km on Tunduma-Sumbavanga road, 1600 m, 9°10′ S, 32°30′ E, N 2329, 19 II 1994, S. Bidgood, F. Mbago and H. Vollensen (C); Sumbavanga distr., 102 km on Sumbavanga — Tunduma road, 8°45′ S, 32°15′ E, 1600 m, on termit mound in grassland, N 2334, 19 II 1994, id. (C); ibid., Sumbavanga distr., Mbizi Mts, 7°54′ S, 31°43′ E, 2250 m, montane grassland whith *Protea angolensis*, N 2516, 28 II 1994, id. (C); ibid., 10 km on Sumbavanga, 7°54′ S, 31°34′ E, 1750 m, grassland (probably secon-

dary) with scattered bushes on grey sandy soil, N 2555, 2 III 1994, id. (C); Nkansi distr., 5, km on Namanyere-Krong road, 7°29′ S, 30°39′ E, 1500 m, on termit mound in grassland, N 2610, 4 III 1994, id.; ibid., 7°27′ S, 30°52′ E, 1250 m, in Isberlinia-Brachystegia woodland, N 2639, 5 III 1994, id. (C); Mpanda distr., 8 km Mpanda-Uvinze road, 6°19′ S, 31°01′ E, 1200 m, in Brachystegia woodland, N 2672, 7 III 1994, id. (C)»; Замбия: «Lusaka prov., Jellis farm, 20 km E Lusaka, 1300 m, N 1528, 2 I 1994 (C)»; Зимбабве: «North Zimbabwe: Mazove dam., 17°32′ S, 31°00′ E, 1200 m, secondary bush vegetation on sloping, N 2371, 5 II 1997, O. Ryding (C)».

11. *S. balensis* Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 331; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Эфиопии: typus; «Ethiopia, Bale: 1—2 km from Bidre on road to Genale and Dello Mena, 05°35′ N, 39°38′ E, 1680 m, N 8637. 3 VI 1988, M. Gilbert and Sebsebe D.»; holotypus — ETH; isotypi — K, UPS!

В пограничных сообществах (с преобладанием *Combretum* и *Terminalia*) между предгорными сезонными дождевыми лесами и зарослями злаков с *Combretum*, а также в открытых можжевеловых лесах, реже на пастбищах, на высоте 1300—2250 м над ур. м. — Эфиопия.

Вид известен только из районов Бале и Сидамо в Эфиопии. От остальных видов секции отличается очень слабо развитым опушением из вильчатых и звездчатых волосков, которое выражено только снаружи на венчике и чашечке, при этом растение выглядит почти голым. Редкое опушение из простых волосков имеется на нижней стороне листьев и черешках. Растение также отличается травянистым обликом, достаточно простертым стеблем и крупными, 1—5 см дл., 1—3.5 см шир., листьями. Такие листья в целом не характерны для секции *Ambleia* и обнаруживают сходство лишь с *S. hildebrandtii* Vatke, в отличие от которого они не густо серебристо-опушенные, а почти голые. Наиболее близок к *S. balensis* к *S. pseudonigricans*, от которого отличается простертым габитусом, голыми стеблями и длинной, 7—8.5 мм, нижней губой.

12. *S. kulalensis* Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 1 : 115; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Кении; typus: «Kenya, Marsabit Distr., Mt. Kulal, Gatab village, 2000 m, 2°37′ N, 36°55′ E, N 6821, 16 XI 1978, Hepper et Jaeger»; holotypus et isotypus — K.

На выходах базальта, в зарослях на вырубке леса из *Juniperus procera*, на выс. 2000 м над ур. м. — Кения.

Вид известен нам только по литературным данным, согласно которым он близок к *S. balensis* из южной Эфиопии, от которого отличается более ветвистыми, прямостоячими (а не простертыми) стеблями, листовыми пластинками волосистыми (а не голыми или с редкими волосками), в основании сердцевидными (а не округлыми), а также короткой трубкой венчика, волосистой не только снаружи, но и внутри.

13. *S. hildebrandtii* Vatke, 1880—1882, Linnaea, 43 : 95; Baker, 1900, in Fl. Trop. Afr., 5 : 468; Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 333; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Сомали; typus: «Somalia, near Meid Region, Mt. Serrut, 1800 m, N 1426, IV 1875, Hildebrandt»; isotypi — K, LE!

В разреженных можжевеловых лесах в качестве подлеска драцены, на скалистых склонах, на известняковых холмах, а также по днищам долин. — Эфиопия, Сомали (сев.), Кения, Танзания.

Исследованные образцы (specimina examinata): Восточная Африка: Эфиопия: «Ethiopia, Mega, 4°5′ N, 38°20′ E, 2200 m, XI 1952, Gillett (S); Sidamo, 2 km of Mega. 2000 m, 12 IV 1990, O. Ryding, I. Nordal (UPS); Bale, 39 km of Robe, 3000 m, IV 1990, id. (UPS)». Сомали: «Somaliland, Wabwanak, 5900′ XII 1932, Gillett (S); Somalia. 44 km SSE of Las Kiorei, N 15931, 14 I 1973, P. Bally a. R. Melville (UPS, C); Somalia, Sanaag Reg.: Daalo Forest Reserve, *Juniperus procea* forest, 10°45′ N, 47°20′ E. N 6256, 24 VI 1979, O. J. Hansen, H. Heemstra (C); Somalia (North), between Mait a. Erigavo, 10°48′ N, 47°21′ E, 2100 m, XI 1982, M. Thulin (UPS)». Кения: «Kenia, Nieri, XII 1921, T. E. Fries (UPS); Kenia, below Rahah, VII 1933, G. Rogers (S); Nanganyaka, N 20793, 10 XII 1965, H. M. Richards (UPS); Nairobi: Mombasa road, near Bellewe, 1600 m, V 1967 (UPS); Nairobi distr., 1650 m, XII 1971, O. M. Wangan. (UPS); Central prov. Nanyuki, Naro Moro, 2000 m, III 1972, M. Iwarsson (UPS)». Танзания: «Tanzania, Iringa Town, 1600 m, bushy-stony landscape, 7°46′ S, 35°42′ E, 13 III 1985. M. Hedren, S. Kubuwa, B. Petersson (UPS); Iringa Reg.: Mufindi distr., 8°30′ S, 35°15′ E, 1830 m, I 1987, J. Lovetti (UPS)».

Вид представлен густо облиственными кустарниками 2—3 м выс., с довольно крупными (3—9 см дл., 1.5—3.6 см шир.) эллипсовидными или продолговато-ланцетными, снизу беловойлочными листьями и терминальными скученными (реже рыхлыми) соцветиями.

14. *S. argillicola* Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 333; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Эфиопии; typus: «Ethiopia, Sidamo Adm. Region, N 8807, Gilbert a. Sebsebe D.»; holotypus — ETH; isotypi — K, UPS!

a) *S. argillicola* subsp. *argillicola*.

На злаковых лугах, среди *Acacia drepanolobium*, на плотных черных почвах, на выс. 1500—2200 м над ур. м. — Эфиопия (южн.), Кения (сев.).

Подвид известен нам только на основании изучения типового образца.

b) *S. argillicola* subsp. *barbisina* Sebsebe, 1993, l. c. : 334; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Кении («Kenia, near Nairobi National Park, 12 V 1974, N 74/547, R. a. A. Faden a. Ngweno»); holotypus — K.

На открытых луговых сообществах, на мягких черных и красно-коричневых почвах вулканического происхождения, на высоте 1500—3000 м над ур. м. — Эфиопия (южн.), Уганда, Кения и Танзания.

Этот подвид известен нам только по литературным данным, согласно которым он отличается от типового подвида сидячими, а не черешковыми (до 3.5 см дл.) листьями с более мелкими (0.7, а не 1—3.5 см дл.) листовыми пластинками, а также чашечками, снабженными между зубцами простыми многоклеточными волосками (а не лишенными волосков).

S. argillicola близок к *S. hildebrandtii*, от которого отличается травянистой (а не кустарниковой) жизненной формой, более рыхлым соцветием и более длинными (до 5 мм дл.) цветоножками.

15. *S. jijigaensis* Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 337; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Эфиопии; typus: «Ethiopia, Harerge Adm. Region, 21 km from Jijiga to Dega Habur, 9°16′ N, 42°58′ E, N 2312, 19 IV 1989, Sebsebe D. a. Tamirat Bekele»; holotypus — ETH; isotypi — K, UPS!

На плоских злаковых равнинах на высоте 1600—1750 м над ур. м. — Эфиопия (эндемик Jijiga, из административного округа Harerge).

Этот вид известен нам только на основании изучения типового образца.

S. jijigaensis — травянистое растение. Это единственный среди других травянистых *Stachys* вид, у которого парциальные соцветия имеют цветонос. Такой тип соцветий встречается лишь у нескольких африканских кустарниковых видов *Stachys* (*S. caffra, S. dinteri* и др.). В сочетании с длинными, до 6 мм, цветоножками и малым числом цветков в «мутовке», соцветие этого вида является очень нехарактерным для всего рода *Stachys* в целом.

16. *S. glandulosa* Hutch. et E. A. Bruce, 1941, Bull. Misc. Inform., Kew : 178; Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 339; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Сомали; typus: «Somalia, Jifa Meidir, 9°43′ N, 43°15′ E, N 4866, Gillet»; holotypus: K.

На выходах гранита среди вечнозеленых кустарников, на высоте 1930 м над ур. м. — Сомали.

Этот вид известен нам только по литературным данным, согласно которым он близок к *S. jijigaensis*, от которого, однако, хорошо отличается голыми (а не войлочными) листьями, зубчатыми (а не цельными) по краю, а также парциальными соцветиями без цветоноса и с короткими цветоножками. Он произрастает только в Jifa Meidir и окрестностях.

17. *S. huillensis* Hiern, 1900, in Cat. Afr. Pl. Welw. 4 : 875; Baker, 1900, in Fl. Trop. Afr., 5 : 466; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Анголы («Angola, Huilla, in dry bushy pastures, from Lopollo tu Catumba, fl. Feb. to April. 1860, N 5509. In muddy swampy wooded places from Ohai to Catumba, fl. April 1860, N 5510 — Welwitsch»).

На лесных пастбищах и лесных заболоченных местах. — Ангола.

Этот вид известен нам только по литературным данным, согласно которым он представлен травами 60 см выс., с одревесневающим каудексом, с многочисленными стеблями, листьями яйцевидно-продолговатыми, темно-зелеными сверху и сероватовойлочными снизу, а также почти сидячими цветками с чашечкой с шиловидными зубцами и с белым венчиком с прямой трубкой.

18. *S. andongensis* Hiern, 1900, in Cat. Afr. Pl. Welw. 4 : 874; Baker, 1900, in Fl. Trop. Africa, 5 : 467; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Анголы («Angola: Pungo Andongo, in damp thickets about the gigantic rocks of Catete; fl. Beginning of Dec 1856, N 5546, Welwitsch»).

В сырых зарослях около скал. — Ангола.

Этот вид известен нам только по литературным данным, согласно которым он представлен многолетними травами 120 см выс., с многочисленными ветвистыми опушенными стеблями, с темно-зелеными листьями почти голыми с верхней поверхности и сероватыми от густого звездчатого опушения с нижней, с цветками, почти сидячими с венчиком, у которого трубка слегка изогнута и вздута в основании.

19. *S. hypoleuca* Hochst. ex A. Rich., 1850, Tent. Fl. Abyss. 2 : 197; Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 336. — *S. palaestina* L. var. *hypoleuca* (Hochst.) Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 491. — *S. hypoleuca* Hochst. nomen nud. in herb. Shimp. N 855.

Описан из Эфиопии («Ethiopia, Gonder/Tigray Adm. Reg., Simien, Mt. Aber near Dscadsha, 2 I 1840, N 855, Shimper»); isotypi: E, K.

В горах, на высоте 3800—4000 м над ур. м. — Эфиопия (эндемик Gonder and Tigray Adm. Regions).

Этот вид известен нам только по литературным данным, согласно которым он близок к *S. palaestina*, от которого хорошо отличается более заостренными, с оттянутым остроконечием, листьями, а также ланцетными, а не яйцевидными прицветниками. Точные данные по экологии в литературе отсутствуют, но, согласно сведениям о высотах, на которых этот вид произрастает, он является самым высокогорным среди остальных видов секции и одним из немногих (*S. tibetica* и др.) высокогорных видов *Stachys* в Евразии и Африке.

20. *S. shimperi* Vatke, 1872, Linnaea, 37 : 330; Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 339; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 566. — *S. palaestina* L. var. *shimperi* (Vatke) Baker, 1900, in Fl. Trop. Africa, 5 : 467.

Описан из Эфиопии («Ethiopia, Tigray Adm. Region, Urahut distr., N 592, Shimper»); isotypi — E, K.

На склонах гор, скалистых холмах, расщелинах скал в можжевеловых лесах на выс. 1900—3270 м над ур. м. — Эфиопия (сев.), Судан, ? Саудовская Аравия.

Исследованные образцы (specimina examinata): Вост. Афр.: «In Abyssinia, 1853. Shimper» (S).

D. Sebsebe (1993) считает, что *S. shimperi* встречается в Саудовской Аравии («Mecca; Taif; Al Haddah»). Он также сообщает, что образцы из этого региона по сравнению с африканскими экземплярами имеют более короткие цветоножки и более мелкие «доли» («lobes») венчика, но не решается выделять их в качестве самостоятельного таксона. В свою очередь, Hedge (1982) в своей работе, посвященной изучению «Флоры Аравии», указывает, что растения, произрастающие в районе Мекки и Таифа и числящиеся как *S. aegyptiaca*, обнаруживают (на основании более широкой и короткой чашечки и округлых неявственно трехгранных эремов) близость к *S. shimperi*. При этом он отмечает, что этот вопрос требует более тщательного изучения. Соответственно нам сложно в отсутствии материала решить эту проблему, и поэтому, говоря о том, какие виды являются общими для территории Азии и Африки, вид *S. shimperi* указывается нами со знаком вопроса (?).

Следует также отметить, что рассмотрение J. G. Baker (1900) *S. shimperi* в качестве разновидности *S. palaestina* является ошибочным. *S. shimperi* имеет крупные, 1.5—6 см дл., 0.5—1.8 см шир., листья с выраженными черешками, в то время как листья *S. palaestina* сидячие и значительно меньших размеров. У них имеются различия и в особенностях соцветий (расставленное у *S. shimperi* и скученное у *S. palaestina*) и форме прицветников (продолговатых у *S. shimperi* и округлых у *S. palaestina*). Эти комментарии сделаны нами в связи с тем, что тем самым мы подчеркиваем, что, вопреки данным Baker (1900), *S. palaestina* ни в Эфиопии, ни в целом на Африканском континенте не встречается.

21. *S. bizensis* Schweinf. ex Baker, 1900, in Fl. Trop. Afr., 5 : 468; Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48, 2 : 342; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4 : 565.

Описан из Эфиопии («Eritrea: sommit of Mount Bizen, 8000′, Schweinfurth, 1847»); typus «Flora Abyssiniae septentrionalis (colonia Eritrea): sommet du Mont Bizen, 2480 m, 10 V 1892, G. Schweinfurth et D. Riva»; isotypi — K, LE!

По склонам гор, на высоте 2480 м над ур. м. — Эфиопия (Эритрея).

Нам этот вид известен только на основании изучения типового образца.

Близок к *S. shimperi*, от которого отличается меньшими размерами всего растения, 25—40 (а не 30—70) см выс., более мелкими листьями, 1.5—4 см дл., 0.3—1 см шир. и более малоцветковыми (2—4, а не 2—6) парциальными соцветиями (согласно комментариям Sebsebe, отличия *S. bizensis* от *S. shimperi* имеют, скорее, количественный характер); а также к *S. yemensis*, от которого отличается более слабым опушением (более тонкими и мелкими волосками). Мы полагаем, что *S. shimperi*, *S. bizensis*, *S. yemensis*, *S. laxa*, *S. turcomanica*, образуют комплекс родственных викарных видов, распространенных от стран Восточной Африки через Аравию и Иран до Туркменистана.

22. *S. aegyptiaca* Pers., 1806, Syn. Pl. 2 : 124; Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 490. — *S. affinis* Fresen., 1834, Mus. Senckenb. 1 : 91. — *S. orientalis* Forssk., 1875, Fl. Aegypt.-Arab. : 67.

Описан из Египта («Hab. in Aegypto»).

На скалах в пустынях. — Египет (сев.) — Общ. распр.: Египет (Синай), Израиль, Иордания, Саудовская Аравия.

Более подробная информация о *S. aegyptiaca* приведена нами в статье об азиатских видах секции *Ambleia* (Крестовская, 2003).

23. *S. rehmanni* Skan, 1910, in Fl. Cap. 5, 1 : 345; Codd, 1977, Bothalia, 12 : 183; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 59.

Описан из Южной Африки; typus «Transvaal, Houtbosch, N 6178, Rehmann»; holotypus — K.

Среди скал на лугах на выс. 1300—2200 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (Трансвааль — сев. и сев.-зап.).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южная Африка: «South. Afr., Transvaal distr. Pietersburg, near Iron Crown Mt (south of Haenertsburg), II 1957, N 9832, Mecuse» (S).

Вид обнаруживает явное сходство с комплексом видов, родственных *S. aethiopica* L. из типовой секции *Stachys*, от которых он отличается наличием звездчатого опушения.

Stachys L. sect. Ambleia subsect. 3. Flavescentes Krestovsk. subsect. nov. — Frutices ad 1 m alt. Bracteolae-numerosae, calyci subaequantes vel superantes. Calyx intus fauce dense villosus, extra dense flavo stellato-tomentosum vel stellato-lanatus. Corolla flava; corollae tubus in calycem inclusus vel corolla in calycem fere omnino inclusa. Labium inferius quam superius duplo longius, horizontale.

Typus: *S. flavescens* Benth.

Кустарники до 1 м выс. Прицветнички многочисленные, по длине почти равные чашечке или превышающие ее. Чашечка внутри в зеве густо волосистая, снаружи густо желто-звездчато-войлочная или звездчато-шерстистая. Венчик желтый, трубка венчика заключена в чашечку или весь венчик почти полностью заключен в чашечку. Нижняя губа в 2 раза длиннее верхней, горизонтальная.

Тип: *S. flavescens* Benth.

К этой подсекции относятся 3 южно-африканских вида.

24. *S. lamarckii* Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 562; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 492; Skan, 1910, in Fl. Cap. 5, 1 : 360; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 76. — *Sideritis decumbens* Thunb., 1800, Prodr. : 95, nom. illeg., non Moench, 1794. — *Stachys nutans* Benth., 1834, l. c. : 561; id., 1848, l. c. 12 : 492; Skan, 1910, in Fl. Cap. 5, 1 : 367; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 7. — *S. rugosa* auct. non Ait. : Lam., 1819, Tabl. Encycl. 3 : 66, t. 509, f. 3.

Описан из Южн. Африки («Hab. in Africa australi: ad Caput Bonae Spei Brugmans. Herb. Vahl»); lectotypus (Codd, 1985): «Brugmans, Herb. Vahl»; C!

На скалах, на высоте 600—1500 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (Карру, Намакваленд).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «Cape, Thunb. — holotypus *Sideritis decumbens* Thunb. (UPS); Dahl, herb Vahl — holotypus *Stachys nutans* Benth. (C.); South Afr., Reg. Carroo, in saxosis prope Klipfonteni i Namaland Minore, N 682, VIII 1883, H. Bolus (UPS)».

Растения этого вида характеризуются густым звездчато-шерстистым опушением чашечки и молодых вегетативных побегов, почти голыми (или тонко редко опушенными на верхней поверхности) листьями, а также желтым венчиком, почти не выдающимся из чашечки, с горизонтальной (а не с приподнимающейся) нижней губой.

25. *S. aurea* Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 492; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 76. — *Betonica heraclea* L., 1767, Mant. : 83, non *Stachys heraclea* Coll. ex All., 1785. — *Sideritis plumosa* Thunb., 1800, Prodr. : 95, non *Stachys plumosa* Griseb., 1844. — *Phlomis parvifolia* Burch., 1822, Trav. 1 : 225, non *Stachys parvifolia* Mart., 1844. — *Stachys integrifolia* Vahl ex Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 562, nom. illeg., superfl. id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 492; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1 : 364. — *S. hantamensis* Vatke, 1875, Bot. Ztg. 33 : 462; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1 : 364. — *S. teres* Skan, l. c. : 364.

Описан из Южной Африки («Cape, Cedarberg, 3098, Drege»); holotypus — K.

На скалистых склонах гор. — Южно-Африканская Республика (Карру, Намакваленд).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «Cape, Thunberg, s. n. — typus *Sideritis plumosa* Thunb. (UPS); Burchell, Catalogus Geographicus Plantarum Africae australis Extratropicae, N 1232 — isotypus *Phlomis parvifolia* Burch. (LE); Burchell, Catalogus Geographicus Plantarum Africae australis Extratropicae, N 1276 — syntypus *Stachys teres* Skan (LE); Herb. Vahl — typus *Stachys integrifolia* Vahl ex Benth. (C); Cape, 1837, Drege (S); Cape, distr. Calvinia, between Calvinia and Loeriesfontein, X 1963, Van Brede (S); Cape prov., near Groen River, east of Clanwilliam, N 11680, XI 1974, J. Lavranos (S)».

Для растений этого вида, представленных кустарниками до 1 м выс., характерны мелкие, 10—20 мм дл., 2—5 мм шир., листья и чашечки, густо покрытые желтыми дендроидными волосками.

Название *Stachys integrifolia* Vahl ex Benth. (1834) не может быть принято, поскольку основано на 3 синонимах, указанных в протологе, а именно *Betonica heraclea* L., *Sideritis plumosa* Thunb. и *Phlomis parvifolia* Burch. Из этих 3 названий эпитет *heraclea* не мог быть применен, поскольку в 1785 г. был описан *Stachys heraclea* Coll. ex All. Эпитет *integrifolia* являлся на момент описания вида излишним и соответственно незаконным, поскольку должна была быть сделана комбинация *Stachys plumosa* (Thunb.) Benth. или *Stachys parvifolia* (Burch.) Benth. А поскольку с 1834 г. в составе рода *Stachys* были описаны *Stachys parvifolia* Mart. (1844) и *Stachys plumosa* Griseb. (1844), ни одна из указанных выше комбинаций уже не могла быть сделана в1848 г., и правильным названием следует считать *S. aurea* Benth. (1848).

26. *S. flavescens* Benth., 1838, in E. Mey. Comm. : 241; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 493; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1 : 361; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 77. — *S. gariepina* Benth., 1848, l. c. : 493.

Описан из Южной Африки («Cape, between Pedroskloof and Leliefontein, 3097, Drege»); lectotypus (Codd, 1985) — K.

Среди скал. — Южно-Африканская Республика (Намакваленд, горы Бокевельд, Камиесберг, р. Оранжевая).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «Iter ad montem Kamiesberg, in terra Boshesmasland et ad fluminis ostium Gariep, Namaqueland, E[cklon] et Z[eyher] — typus *S. gariepina* Benth. [2 листа] (S); Caput bonae Spei, Ecklon [2 листа] (LE); Cape prov., Southerland, ab Roggeveld, road to Uitkyk, 1932, [sine coll.] (S); Namaqueland, Kamiesberg, 1000 m, 30°11′ S, 17°58′ E, N 399, X 1972, Bremer (S)».

Растения этого вида представлены кустарниками до 1 м выс., густо покрытыми желтовойлочным опушением.

Stachys L. sect. Ambleia subsect. 4. Burchellianae Krestovsk. subsect. nov. — Frutices ad 1.2 m alt., stellato-tomentosi. Verticillastri 6—10-flori. Bracteolae pauceae, 1—2 mm lg. Calyces stellato-tomentosi, distincte bilabiati, labium superius trifidum, labium inferius bifidum. Corolla flava, calycem leviter superans.

Typus: *S. burchelliana* Launert.

Subsectio monotypica.

Кустарники до 1.2 м выс., с звездчато-войлочным опушением. «Мутовки» 6—10-цветковые. Прицветнички маленькие, 1—2 мм дл. Чашечки звездчато-войлочные, явственно двугубые; верхняя губа трехраздельная, нижняя двухраздельная. Венчик желтый, едва превышающий чашечку.

Тип: *S. burchelliana* Launert.

Монотипная подсекция.

27. *S. burchelliana* Launert, 1968, in Mitt. Bot. Staatssamm. München, 7 : 301. Launert and Schreiber, 1969, in Prodr. Fl. Sudwest Afr. 123 : 30; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 75. — *Phlomis micrantha* Burch., 1822, Trav. 1 : 340, non *Stachys micrantha* Koch, 1848; non *S. micrantha* Griseb., 1879. — *S. burchellii* Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 561; id., 1848, in DC., Prodr. 12 : 493, nom. illeg. — *S. rugosa* auct. non Ait. : Marloth, 1932, in Fl. South. Afr. 3, 2 : t. 47 A.

Описан из Южной Африки («Cape, Asbestos Mts, Cat. Geogr. N 1672, Burchell»); holotypus — K; isotypus — LE!

На сухих скалистых склонах холмов, а также на песчаных почвах и известняках. — Намибия, Южно-Африканская Республика (Капская обл.).

Исследованные образцы (specimina examinata): Южно-Африканская Республика: «Burchell Catalogus Geographicus Plantarum Africae australis Extratropicae, N 1672 — isotypus (LE); Cape, Drege (S); Afr. Austr. Occid. Great Namaqueland, Klein Karas, in mont., 800 m, N 51a, 9 IV 1931, I. Ortendahl (S, UPS); ibid., 2200 m, N 51b, 26 VI 1931, id. (UPS); Cape, Tora berg, 3500—4000 m, IX 1938, Wall (S)».

Этот вид, напоминающий по общему габитусу *S. rugosa*, отличается от последнего выраженной двугубой чашечкой.

Название *S. burchellii* Benth. является незаконным, поскольку вид был описан по двум образцам, один из которых является типом *Phlomis micrantha* Burch., 1822, а другой — типом *Sideritis rugosa* Thunb., 1800, который является более поздним синонимом *Stachys rugosa* Ait., 1788. В связи с этим Launert (1968), устанавливает название *S. burchelliana* в качестве nomen novum для *Phlomis micrantha* Burch., основанное на типе *S. micrantha*. Эпитет «*micrantha*» не мог им быть использован,

поскольку в 1848 и в 1879 гг. были описаны *Stachys micrantha* W. D. J. Koch и *Stachys micrantha* A. H. R. Grisebach соответственно.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта президента Российской Федерации для поддержки ведущих научных школ (№ НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Морфологические преобразования соцветий у видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 79—84.

Крестовская Т. В. О видах секции *Ambleia* Benth. рода *Stachys* L. (*Lamiaceae*) с территории Азии // Новости систематики высших растений СПб., 2003. Т. 35. С. 149—155.

Попов М. Г. Основные черты развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. 1927. Вып. 15. С. 239—292.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 136 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Baker J. G. Stachys L. / Ed. by W. T. Thiselton-Dyer. Flora of Tropical Africa. London, 1900. Vol. 5. P. 465—468.

Codd L. E. Stachys L. / Ed. by O. A. Leistner. Flora of Southern Africa. Pretoria, 1985. Vol. 28. Pt 4. P. 51—78.

Golding J. S. (ed.). Southern African Plant Red Data Lists // Southern Botanical Diversity Network Report. Pretoria, 2002. N 14. 237 p.

Gunn M., *Codd L. E.* Botanical exploration of Southern Africa. Cape Town, 1981. 400 p.

Hedge I. Studies in the flora of Arabia: II Some new and interesting species of *Labiatae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1982. Vol. 40. N 1. P. 63—73.

Launert E. Miscellanneous Notes on *Labiatae* // Mitt. Bot. Staatssamml. München, 1968. Bd 7. P. 295—307.

Meyer E. H. F. Commentariorum de plantis Africal austrolioris quas per octo annos collegit observationibusque manuscriptis illustravit Joannes Franciscus Drege. Lipsiae, 1835. Vol. 1. Fasc. 2. 153 p.

Sebsebe D. The genus *Stachys* (*Labiatae*) in Ethiopia and Somalia // Kew Bull. 1993. Vol. 48. N 2. P. 327—341.

SUMMARY

The systematics and phytogeography of African *Stachys* L. (*Lamiaceae*) species from the section *Ambleia* Benth. are studied. The main character of the section species is the presence of stellate and dendroid indumentum hairs. The section includes 37 species. 27 species are from Africa: *S. caffra*, *S. rugosa*, *S. linearis*, *S. spatulata*, *S. cuneata*, *S. dinteri*, *S. zeyheri*, *S. dregeana*, *S. hyssopoides*, *S. pseudonigricans*, *S. balensis*, *S. kulalensis*, *S. hildebrandtii*, *S. argillicola*, *S. jijigaensis*, *S. glandulosa*, *S. huillensis*, *S. andongensis*, *S. hypoleuca*, *S. schimperi*, *S. bizensis*, *S. aegyptiaca*, *S. rehmannii*, *S. lamarkii*, *S. aurea*, *S. flavescens*, *S. burchelliana*. They are distributed in North (1), East (Tropical and Subtropical) (10), South-West (4) and Southern (13) Africa. Only two species (*S. aegyptiaca*, ? *S. shimperi*) are common for Asia and Africa. The most of the African section species are xerophytes inhabiting semideserts, rocks or dry open woodlands (savannas). They are shrubs (up to 3 m high), shrublets, subshrubs, rarely perennial herbs woody at the base with a tap-root or rhizomatous rootstock. Shrubs are found in the East, South-West and Southern Africa. Also only some African species have laxer inflorescences (pedunculate verticils) as compared to the rest of *Stachys* species. Probably, the section *Ambleia* is one of the most ancient sections in the genus *Stachys*, and its African species are derivatives of the ancient «Welwitschia Flora». The section is subdivided into 4 new subsections: *Fruticosae*, *Brevibracteolatae*, *Flavescentes*, *Burchellianae*. Synonymy, ecological, geographical data and information about the types are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.948.2

© С. В. Овчинникова,[1] В. П. Орлов[2]

CRANIOSPERMUM SUBFLOCCOSUM (*BORAGINACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

S. V. OVCZINNIKOVA, V. P. ORLOV. *CRANIOSPERMUM SUBFLOCCOSUM* (*BORAGINACEAE*), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF RUSSIA

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
[2] Алтайский филиал Центрального сибирского ботанического сада СО РАН — Горно-Алтайский ботанический сад
649218 Республика Алтай, Шебалинский р-н, с. Камлак, урочище Чистый луг
Факс 38822 24512
E-mail: altay-flora@mail.gorny.ru
Поступила 04.11.2004
Окончательный вариант получен 28.01.2005

Приводятся синонимика и местонахождение нового для флоры России вида *Craniospermum subfloccosum*, найденного в Республике Алтай.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, *Craniospermum subfloccosum*, Республика Алтай, реликт древней Ангариды.

В июне 1981 г. на степном южном склоне Катунского хр. в Горном Алтае был собран очень редкий вид *Craniospermum subfloccosum* Krylov. Интересная находка нового для России вида, правильно определенного коллектором, до сих пор оставалась неизвестной науке.

C. subfloccosum — единственный вид монотипной подсекции *Floccosa* Ovczinnikova секции *Diploloma* (Schrenk) M. Pop. рода *Craniospermum* Lehm. (Овчинникова, 2000).

Craniospermum subfloccosum Krylov, 1902, Тр. Петерб. бот. сада, 21, 1 : 10; Крыл., 1907, Фл. Алт. 4 : 913; он же, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9 : 2258; М. Поп., 1953, во Фл. СССР 19 : 534; Голоскоков, 1984, во Фл. Казахст. 7 : 254; Овчинникова, 2000, Бот. журн. 85, 12 : 83; Пяк, 2000, в Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 91 : 9.

Icones: Крылов, 1902, цит. соч.: 10, tabl. 5, f. 2; Овчинникова, 2000, цит. соч.: 82, рис. 2, *2*, *4*.

Typus: Казахстан, «Алтай, Нарымский хребет около Катон-Карагая, 3 V 1901, П. Крылов» (TK, isotypi — TK — 4!, LE — 1!).

Выявленное местонахождение: Республика Алтай, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Кайтанак, долина р. Катунь, на степном склоне южной экспозиции Катунского хр. на высоте 1700 м над ур. м., 4 VI 1981, цв., собрал и определил В. П. Орлов (LE, NS).

Ареал вида очень ограничен. Растение впервые было найдено П. Н. Крыловым в Казахстанском Алтае на северных предгорьях Нарымского хр., на открытых вершинах невысоких гор и по склонам во время цветения, поэтому плоды не были оха-

рактеризованы при первоописании. Повторно вид с вызревшими плодами был собран в locus classicus Г. Сумневичем, Казахстан: Семипалатинская губерния, Бухтарминский уезд, окрестности Катон-Карагая, Нарымский хр. в верховьях р. Тауты-Коль, 49—55°, щебнистые склоны в пределах альпийской области, 24 VII 1928, Г. Сумневич (ТК). *C. subfloccosum* указывается для северо-западного Синьцзяня в Китае (Zhu Ge-ling, H. Riedl, R. Kamelin, 1995). Гербарного материала из этого региона мы не видели. Признаки плодов, имеющие важное таксономическое значение у представителей бурачниковых, у видов рода *Craniospermum* впервые были описаны при ревизии системы рода (Овчинникова, 2000). По строению эремов *C. subfloccosum* близок видам секции *Diplolома*, но отличается от них опушением листьев и чашечки (короткими мелкими рыжеватыми волосками, образующими войлочек), строением венчика (долихоморфный, без бугровидного вздутия в зеве) и величиной пыльников (до 2.3 мм дл.), вследствие чего был выделен в подсекцию *Floccosa* (Овчинникова, 2000). Изучение пыльцевых зерен всех видов *Craniospermum* показало, что для *C. subfloccosum* характерны 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна (Овчинникова, 2001). Из анализа литературных данных по пыльце бурачниковых следует, что подобные пыльцевые зерна являются наиболее примитивными и характерны для некоторых представителей тропических подсемейств *Cordioideae* Guerke и *Ehretioideae* Guerke, а также для древнесредиземноморских видов *Onosma* из трибы *Lithospermeae* (DC.) Guerke.

Мы согласны с мнением Р. В. Камелина (1998), что род *Craniospermum*, имеющий южносибирско-алтае-джунгаро-монгольский (не центральноазиатский) ареал — реликтовый тип древней Ангариды, связанный тесным и сложным родством с древнесредиземноморскими и восточноазиатскими родами бурачниковых. А *C. subfloccosum*, как считает Г. А. Пешкова (2001), — ксерофит, реликт полупустынной субтропической флоры, вероятно палеогенового возраста.

По нашему мнению, *C. subfloccosum* заслуживает включения в Красную книгу Российской Федерации (Растения) в категории 3 — редкий вид, имеющий ограниченный ареал, часть которого находится на территории России.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Овчинникова С. В. Система рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 77—87.

Овчинникова С. В. Палиноморфология рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 44—50.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

Zhu Ge-ling, Riedl H., Kamelin R. Craniospermum Lehm // Flora of China. Beijing, 1995. Vol. 16. P. 415.

SUMMARY

A record of *Craniospermum subfloccosum*, a new species to the flora of Russia, is reported from Republic of Altai. Information on the geographic distribution and supposed age of the species are discussed.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 044.1/.2 : 58

© С. Г. Жилин,[1] В. Ф. Тарасевич,[2] П. И. Токарев[3]

О НЕКОТОРЫХ ВАЖНЫХ ПРОБЛЕМАХ ЧЕТВЕРТИЧНОЙ ПАЛИНОЛОГИИ

S. G. ZHILIN, V. F. TARASEVICH, P. I. TOKAREV. ON THE PROBLEMS OF THE QUATERNARY PALYNOLOGY

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Лаборатория палеоботаники,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: sgzhilin@yandex.ru
[2] Лаборатория палинологии
Факс (812) 234-45-12
E-mail: tarasevichvf@mail.ru
[3] Московский государственный университет, биологический факультет
119899 Москва, Воробьевы горы
Факс (095) 131-39-19
E-mail: cedrus@rambler.ru
Поступила 22.03.2005

Четвертичная палинология, как и археопалинология, должны пересмотреть свою парадигму. Палинологи должны стремиться, с одной стороны, к возможно более точному определению пыльцы и спор, а с другой — к контакту с ближайшими отраслями ботаники ради совместного углубления в данные как своей, палеопалинологической отрасли, так и соседней, необотанической. Ближайшими отраслями к послетретичной палинологии чаще оказываются геология, палеонтология и археология, но ради провозглашаемых целей, в первую очередь, ближе должна стать ботаника (систематика, флористика и геоботаника, включая болотоведение). Самое простое приближение к ботанике — публикация фотографических изображений ископаемых объектов (т. е. пыльцы и спор). Это необходимо ради прослеживания подлинной истории таксона и флоры, ради усиления палинологической помощи археологии и палеоантропологии (заметим только, что эта отрасль уже давно вышла за пределы квартера в неоген). Археологи и палеоантропологи, по-видимому, еще не вполне сознают, сколь велика могла бы быть помощь им со стороны пыльцевого анализа, который достиг к нашему времени весьма высокой степени развития, если судить по публикациям: прежнее мнение, господствовавшее в 1950—1960-х годах, о невозможности видовых определений на основании исследования рассеянной пыльцы, нужно теперь отбросить. Во всяком случае многие исследования палеопалинологов по истории болот оперируют корректными видовыми определениями. Только доказательств точности их определений в виде хороших фотографических изображений они не публикуют в подавляющем числе случаев.

К этим ситуациям примыкает также исследование пыльцы в криминалистике. Скажем, исследование Туринской плащаницы с помощью пыльцевого анали-

за — это в сущности та же криминалистика, но в этом случае преобладают вовсе не криминалистические цели. Хотя, если будет доказано, что Туринская плащаница — средневековая подделка, явится на свет и историческая криминалис- тика.

Очень важной для целей археопалинологии станет и попытка анализа пыльцы культурных растений с целью их точной идентификации. Но для этого сама послетретичная палинология (отчасти и позднетретичная, в случае ранних палеоантропологических находок) должна изменить свою парадигму в отношении детальнейшего исследования пыльцы (и спор, разумеется). Эти исследования должны ныне включать анатомирование фоссильной рассеянной пыльцы. А для начала — предложение всем четвертичным палинологам публиковать фотографические изображения пыльцы, в первую очередь тех таксонов, для которых видовые определения все еще представляют заметные трудности. Новая техника — сканеры и цифровая фотография — могут значительно облегчить работу.

Конечно, мы не собираемся говорить обо всех проблемах, которые должны беспокоить палинологов, занимающихся исследованием четвертичных пыльцевых зерен и спор. Для начала уточним, что же именно заключает в себе термин «послетретичная палинология». Разумеется, сюда должна быть отнесена палеопалинология, которая изучает пыльцу и споры, извлеченные из четвертичных отложений. Но так уж сложилось, что исследование, основанное на пыльце (и спорах), полученных из археологических объектов или из культурных слоев и предметов вполне исторически определенных, относят не к палеоботанике, а к археоботанике (археопалинологии). Не будем настаивать на каком-либо изменении терминологии. Не в этом первейшая задача.

Насущнейшая задача в том, чтобы, используя все успехи послетретичной палинологии, приблизить по возможности ее данные к нуждам просто ботаники. От этого мы все сразу почувствуем эффект. Таксономия в современной ботанике достигла вполне ощутимых высот. Но история современной флоры и отдельного таксона должна ведь иметь фактические данные о ближайших к современности этапах, постепенно продвигаясь к более удаленным временам. Поэтому так заманчивы в последнее время стали исследования, использующие абсолютные датировки предшествовавших современному этапов. Но необотаники, пытаясь проникнуть в историю таксонов и флор, все яснее ощущают себя методически отъединенными, отгороженными от палеоботаники (конечно же, все понимают: палинология есть часть ботаники, как и палеопалинология — часть палеоботаники). В отличие от прежних времен (скажем, от палинологии 1920-х годов, не говоря о XIX в.), когда ботаники радовались любым сведениям об ископаемых остатках растений, ныне становится ясным, что уже недостаточно небрежного взгляда на список определенных четвертичных растений. Теперь для выдвижения далеко идущих заключений об истории современных таксонов, истории современных растительных формаций требуются весьма тщательные исследования. Однако в большинстве палинологических работ по ископаемой пыльце из четвертичных отложений не то чтобы описаний, и изображений пыльцы не сыскать, а некоторые авторы ухитряются оперировать одними общими выводами об изменении растительности, даже без конкретных названий растений. Пользуясь радиологическими датировками, строят схемы произошедших изменений не за века, за десятки и сотни тысяч лет. Дескать, мы теперь знаем, когда и что произошло, а вся ботаническая информация еще М. И. Нейштадтом обнародована!

Но для этого сами палинологи должны осознать необходимость своих исследований не только для геологов, археологов, историков, но и для ближайших к ним

специалистов — ботаников. Заметим, что и геологи, и археологи с величайшим почтением относятся к палинологическим данным. Они только не всегда понимают, что часть уважаемых коллег — палинологов — о них, заказчиках, почти совершенно не заботятся. Они, «четвертичные палинологи» и археопалинологи, считают, что четвертичная пыльца принадлежит тем же родам и видам, что окружают нас сейчас. Что же, им невдомек разве: современный систематик и флорист бьется изо всех сил, чтобы как можно более точно определить растение. Но в случае сомнений, к его услугам гербарий, к его услугам публикации, в которых всякий вид описан, а часто и достаточно хорошо изображен. И все более уточняется определение современного растения благодаря анатомированию, даже и ультраструктурному. Конечно, привлекается помощь палинологии (изучение современной пыльцы и спор, взятых непосредственно из растений) и карпологии.

А где же встречная возможная помощь четвертичных палинологов и археопалинологов ботаникам? Разве добытая четвертичная пыльца, будь она из отложений, из желудков ископаемых зверей, из так называемых археологических памятников, где-то централизованно сберегается со всеми предосторожностями для ее сохранности и дальнейшего предъявления? Чтобы ее можно было предъявить именно в случае необходимости дискутировать вопрос. Где-то сохраняется, должно быть, но вряд ли в России.

Наиболее простое решение — публиковать (сейчас возможности для этого улучшаются) хорошие, ясные для читателя, фотографические изображения пыльцы (спор), извлеченных из четвертичных отложений и археологических объектов. Ведь более древние материалы по палинологии (третичные, мезозойские, палеозойские) публикуются с изображениями, с фотографиями. Разумеется, и рисунки, демонстрирующие позицию автора, не запрещены! Во всем мире оригиналы опубликованных образцов бережно сохраняются в музеях. Как правило, они доступны исследователям. На каком основании палинологи-«четвертичники» не следуют этой естественно сложившейся практике? Если единственное объяснение в том, что «растения те же, что и теперь», то нельзя ли задуматься: мамонт ведь не сохранился в жизни, да и многие животные, имена которых «на слуху», не дожили до нашего времени. Так и растения, какие-то виды их, остатки которых мы сподобились добыть, может быть, вымерли к нашему времени?

Но коснемся теперь достоверности определений четвертичной пыльцы. Если бы все определения были сделаны достоверно, то и в этом случае всякий ученый, желающий проверить правильность сделанной идентификации, должен иметь право и возможность проверки, более того, эта проверка желательна, даже необходима.

Читаешь статью по четвертичной палинологии и создается представление, что автор предлагает во всем верить ему на слово. Изображений пыльцы не приводится (это редчайшие исключения, если они приведены). Порой даже важнейшие определения растений в тексте отсутствуют. Если дается «спорово-пыльцевая диаграмма» («диаграмма пыльцы и спор»), то на ней подчас странно сгруппированы обнаруженные пыльцевые зерна. Например, «пыльца кустарников». Можно ли по ископаемой пыльце установить, что она произведена кустарником? Только если современный род сплошь состоит из кустарниковых видов. Ну, а если прежнее дерево под влиянием ухудшения климата сделалось к нашему времени кустарником? Оно ведь могло быть деревом именно в исследуемое время. Или просто автор исходит из знания окружающей его ныне флоры.

И остается только общее суждение автора (палинолога) о существовавшей растительности, о сменах растительности. Неужели четвертичная палинология до-

стигла таких высот, что проверять данные палинологов нет необходимости? В таком случае, нужен ли пыльцевой анализ? И если так, то разве нельзя, сделав радиоуглеродные датировки и прочитав в книгах геологическую и человеческую историю местности, «реконструировать» все былые изменения в растительности? Это касается в большей степени археопалинологии.

И как смело реконструируются, например, типы сосновых лесов. Если исходить из «постулата», что четвертичные находки пыльцы и спор свидетельствуют о точно такой же растительности, что существует ныне, то, может быть, достаточно знать современные ее типы и перечислять их, чередуя, в соответствии с датировками и со своим вкусом?

Что же происходит с четвертичной палинологией? Казалось бы, техническое вооружение возрастает. Представьте себе радость прежних палинологов, работавших более пятидесяти лет назад, которые бы получили в свое распоряжение возможность установления абсолютного возраста! А нынешние авторы получили. И даже зачастую не указывают в своих статьях имена тех, кто им эти данные об абсолютном возрасте поставляет!

Так почему же не дают палинологи-«четвертичники» изображений ископаемой пыльцы? Говорят, дескать, что она такая же, как и современная! Так покажите ее. Может быть, нужно позволить читателю в этом убедиться? Читатели ведь ботаники!

Исследование же не останавливается, если указаны родовые определения. Не должно оно на этом кончиться. Но и вовсе не обязательно доводить определение до уровня вида. Никто и не требует. В одних семействах такое определение возможно, в других нет. Это уже известно не одним только палинологам.

И ведь о важных событиях пишут четвертичные палинологи и археопалинологи, об очень интересных и важных. Поэтому надо доказать иллюстрациями, на чем основана убежденность автора в том, что растительность в эти прекрасно датированные отрезки времени менялась именно таким путем!

Давайте сопоставим: ботаники помещают растения в гербарии — всякий ученый человек может познакомиться. Палеоботаники помещают остатки растений в свои хранилища, в палеонтологические музеи. Это касается палеокарпологов, палеоксилогов (палеоксилотомистов) и палеофиллогностов (палеоботаников, изучающих остатки листьев) или ихнофитологов (изучающих отпечатки растений, чаще всего листьев). И здесь нет деления на геологические возрасты: хранят палеозойские, мезозойские, палеогеновые, неогеновые и четвертичные остатки растений. А при публикациях изображают как третичные, мезозойские, палеозойские, так и четвертичные плоды, листья и древесину. Почему же четвертичные пыльцу и споры не пытаются сохранять в официальных хранилищах (музеях) и даже не все стараются публиковать их фотографии? Хотя в некоторых случаях они как бы сами просятся к опубликованию. Это прежде всего касается таких уникальных ситуаций, когда пыльца извлечена из желудков, кишечника, ротовой полости ископаемых тел животных. Уникальность подобных ситуаций не только в самом факте находки остатков пищи в сохранившемся теле животного, но и в том, что обнаружена пыльца, захваченная животным на месте и во время поедания растений. Пыльца датирована самим фактом находки: если ископаемое тело животного датировано, то и пыльца датирована. И такая пыльца одновременно является уникальным документом — она не разнесена ветром (порой на сотни километров) или водой, не смешана с пыльцой другого возраста.

Итак, мы предлагаем всем палинологам, изучающим четвертичные отложения, и всем археопалинологам впредь публиковать фотографические изображе-

ния пыльцы, и в первую очередь тех таксонов, для которых видовые определения (по ископаемой рассеянной пыльце) все еще представляют заметные трудности.

Мы пишем об этом для того,
чтобы новые палинологические публикации поднять
на более высокий современный уровень

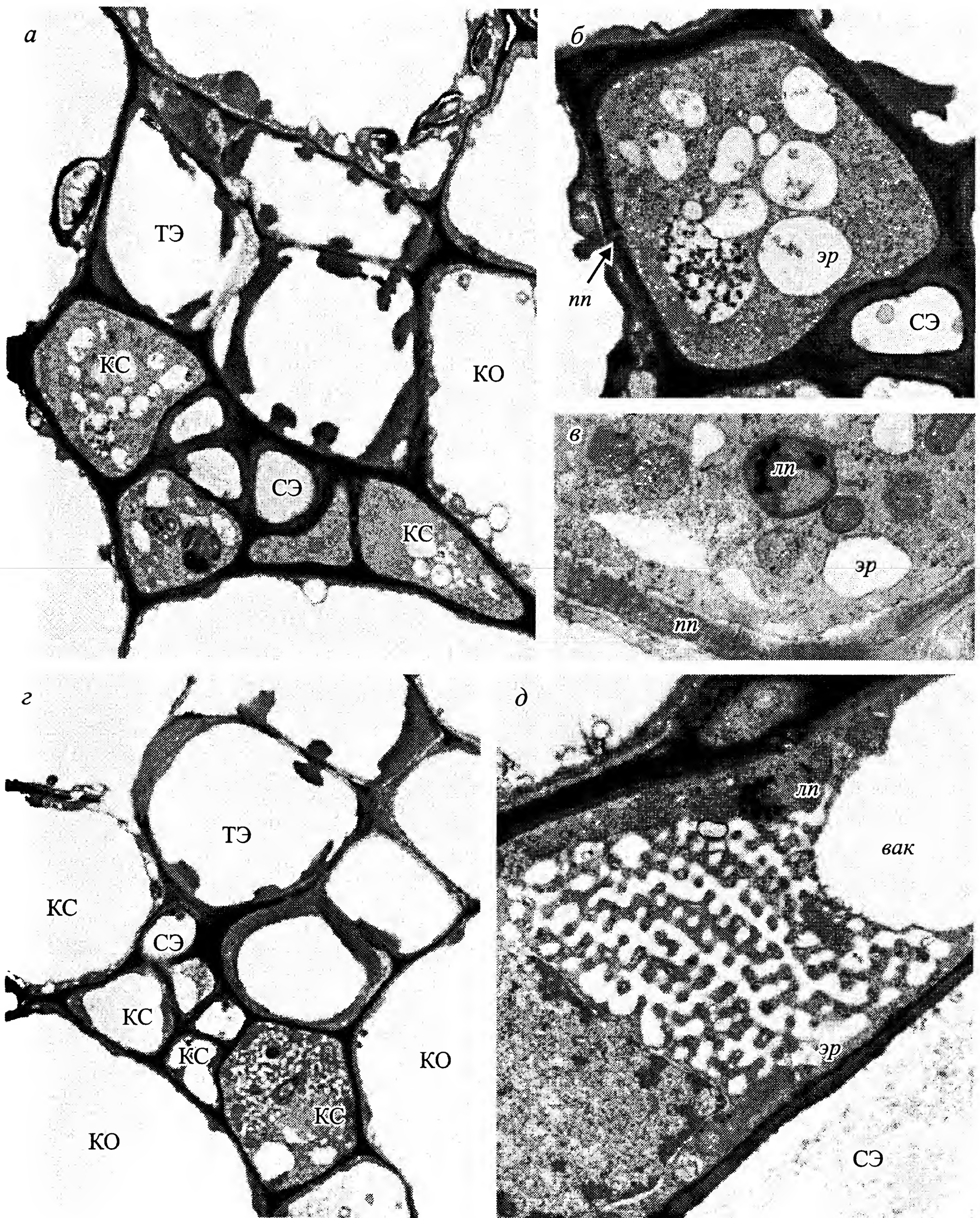


Таблица I. Симпластный продвинутый тип терминальной флоэмы (1В).

Wrightia religiosa (Teysm. et Binn.) Benyh: поперечные срезы мелкой жилки (*а*) и клетки-спутника (*б*, *в*); *Voacanga papuana* Schumann: поперечный срез мелкой жилки (*г*) и продольный срез клетки-спутника (*д*). Условные обозначения: КС — клетка-спутник, СЭ — ситовидный элемент, ТЭ — трахеальный элемент, КО — клетка обкладки пучка, *вак* — вакуоль, *пп* — плазмодесменное поле, *лп* — лейкопласт, *э р* — транспортный эндоплазматический ретикулум.

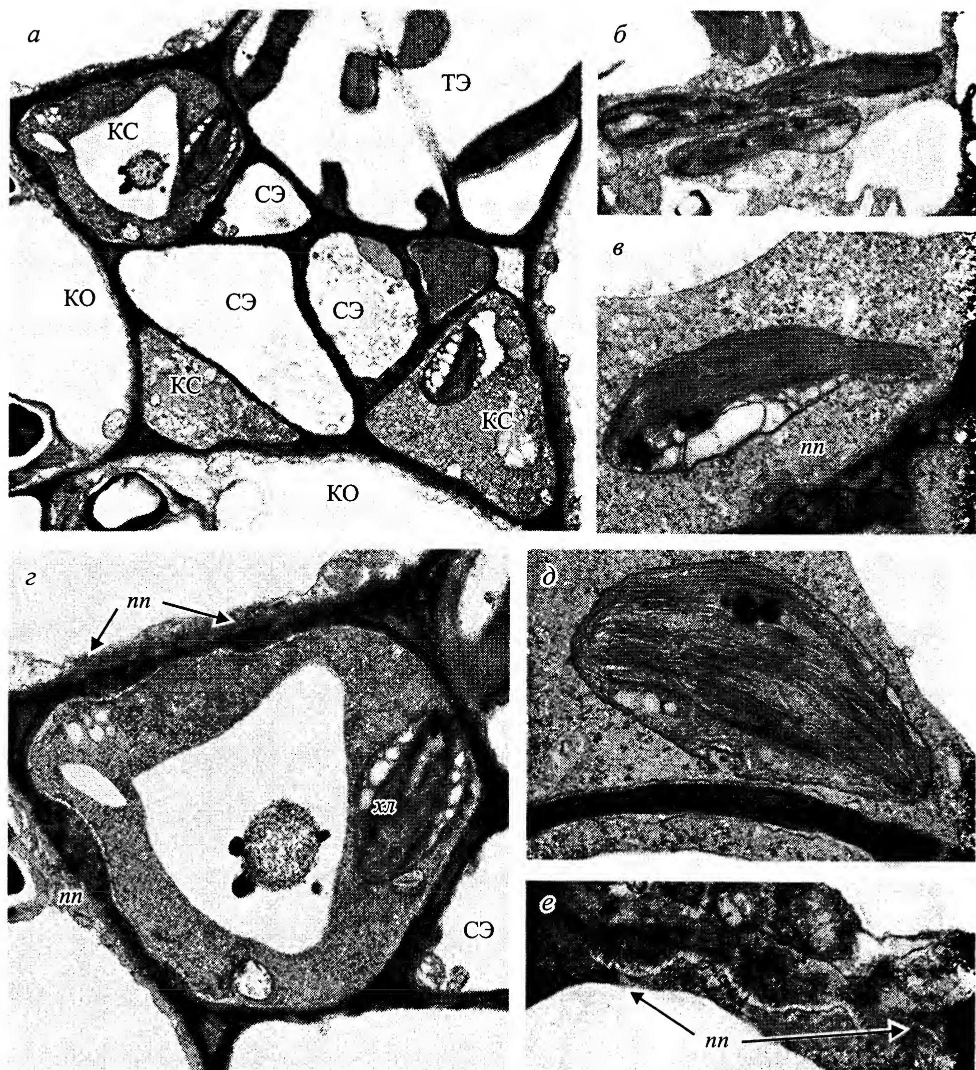


Таблица II. Симпластный примитивный тип терминальной флоэмы (1А).

Amsonia tabernaemontana Walt.: поперечные срезы мелкой жилки (*а*) и клетки-спутника (*б*); пластиды в КС (*г*, *д*); *Alyxia daphnoides* A. Cunn: пластиды в КС (*в*), плазмодесменное поле (*е*). Условные обозначения: *хл* — хлоропласт. Остальные обозначения те же, что и в табл. I.

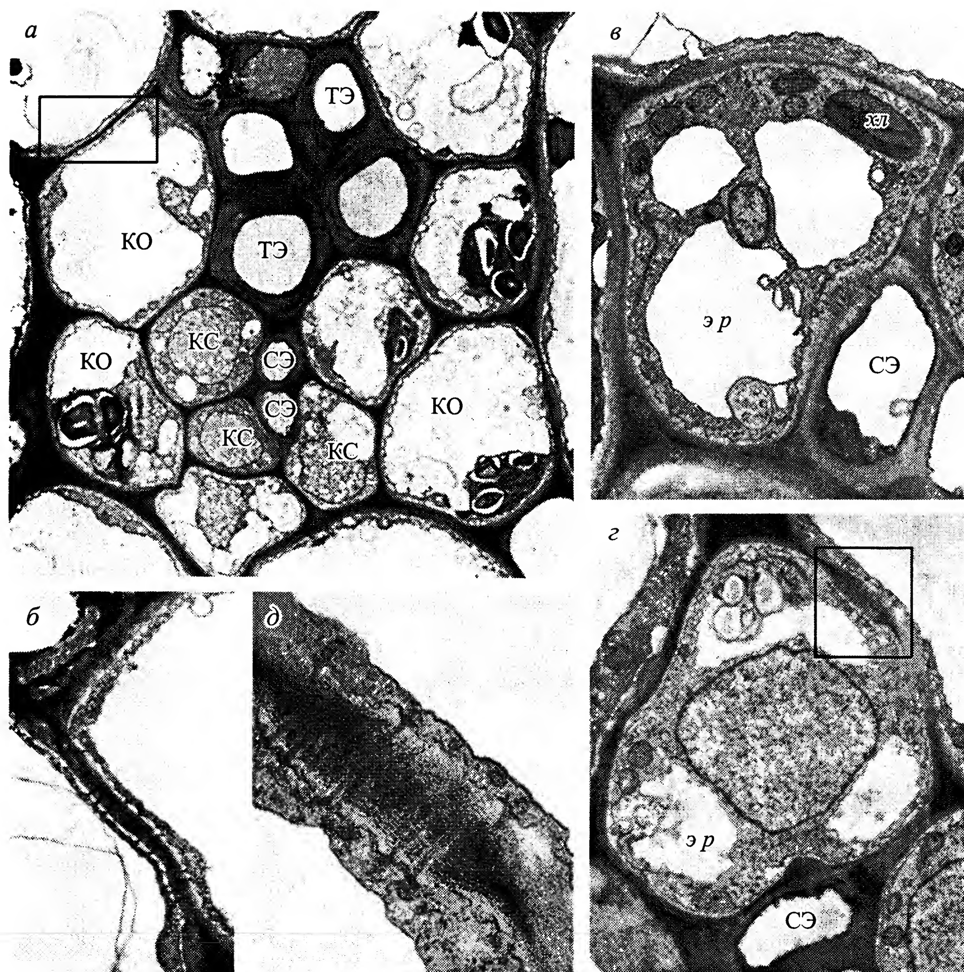


Таблица III. Анцестральный для кутровых симпластно-апопластный тип терминальной флоэмы (О).

Trachelospermum luikinense Hatus: поперечный срез мелкой жилки (*а*); область контакта клеток обкладки и пучковой паренхимы (*б*); *T. jasminoides* Lem.: поперечный срез клетки-спутника (*в*, *г*), плазмодесменное поле КС (*д*). Условные обозначения те же, что и в табл. I—II.

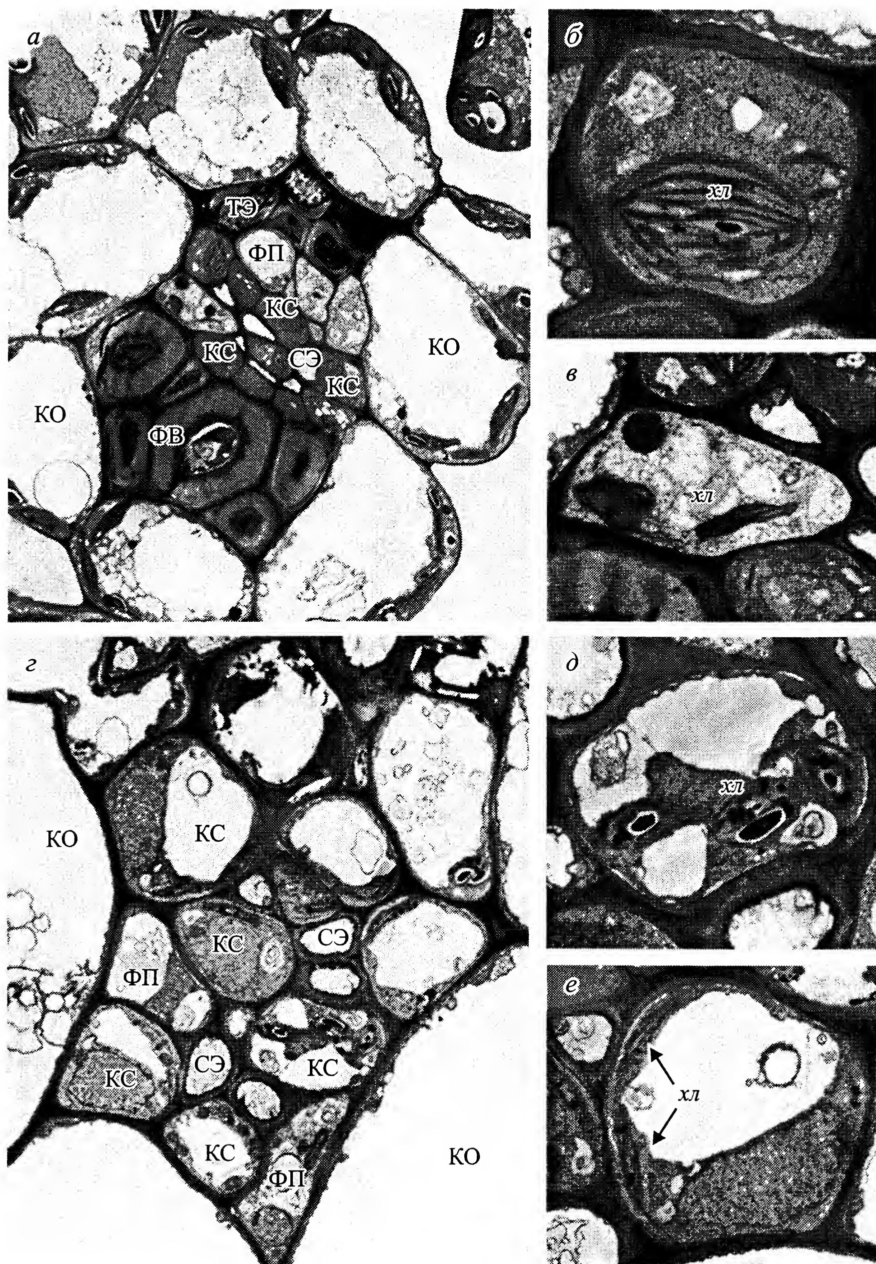


Таблица IV. Апопластный примитивный тип терминальной флоэмы (2А).

Vinca minor L.: поперечные срезы мелкой жилки (*а*), клетки-спутника (*б*) и клетки флоэмной паренхимы (*в*); *V. major* L. *sv. variegata*: поперечные срезы мелкой жилки (*г*) и клеток-спутников (*д*, *е*). Условные обозначения: *ф в* — флоэмные волокна. Остальные обозначения те же, что и в табл. I—II.

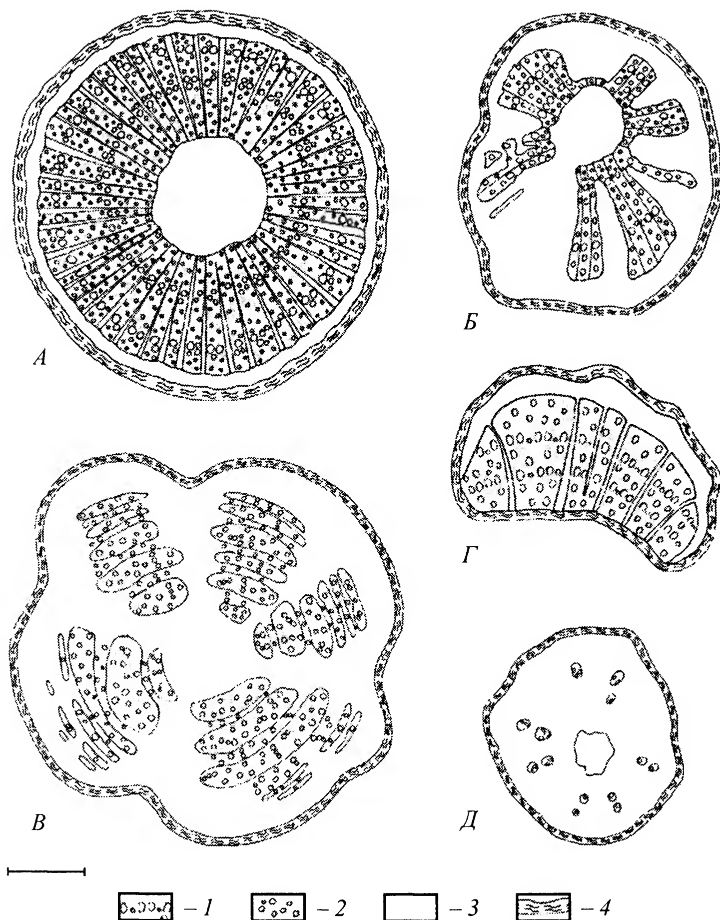


Таблица-вклейка. Типы анатомического строения корневищ лапчаток.

А — сплошной (*Potentilla arguta*); *Б* — рассеченный (*P. alba*); *В* — рассеченный с тангентальными паренхимными зонами (*P. transcaspia*); *Г* — ложнопучковый (*P. erecta*); *Д* — серповидный (*P. divina*). *1* — сосуды и волокна; *2* — сосуды и паренхима; *3* — паренхима; *4* — перидерма. Масштабная линейка — 1 мм.

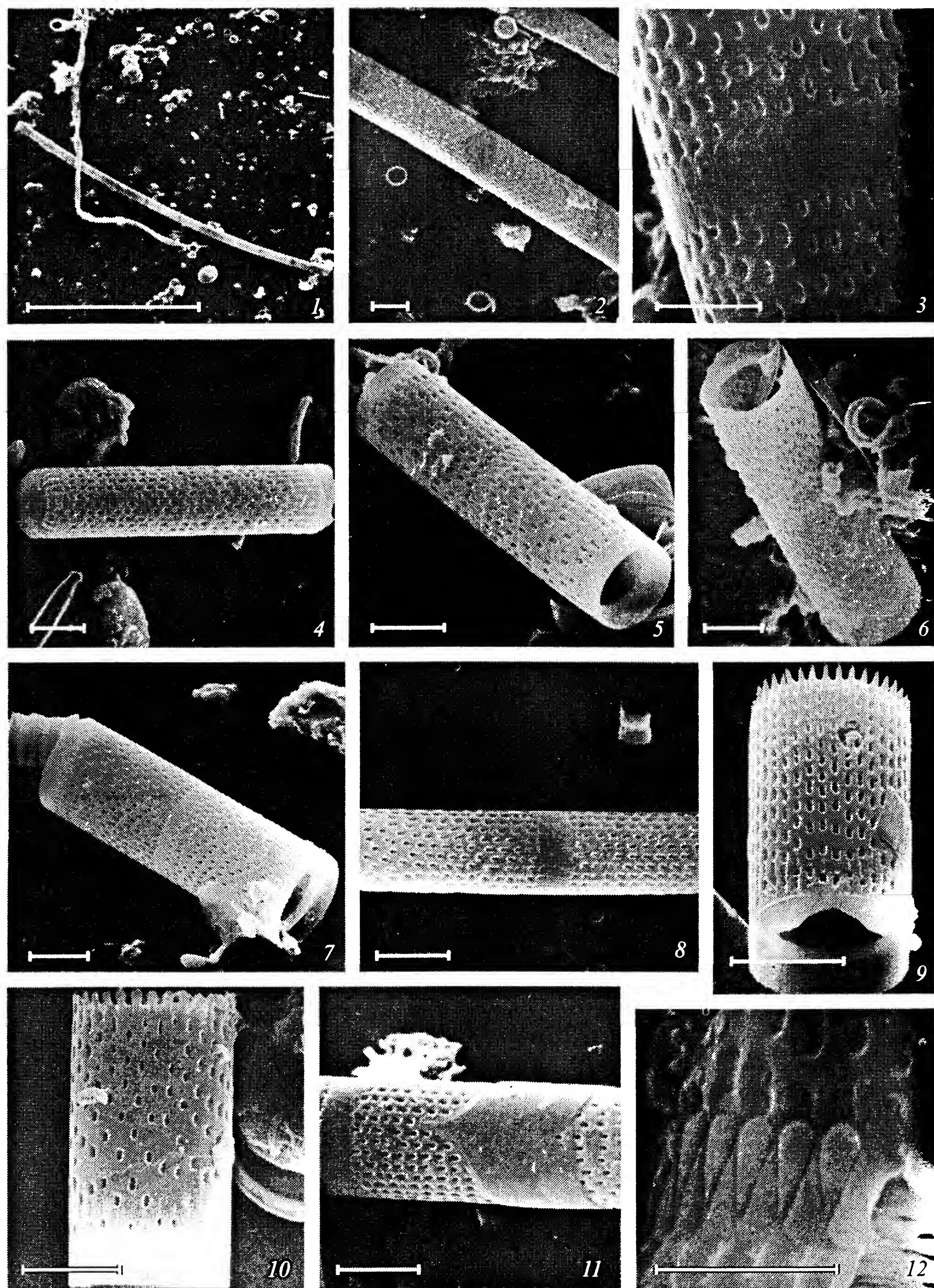


Таблица I. *Aulacoseira baicalensis* (СЭМ).

1 — колония; *2* — створки этой колонии; *3*, *12* — шипы; *4—10* — створки; *11* — вставочный ободок. *1—3*, *7—11* — оз. Соли; *4*, *5* — Огиендо; *6* — Амалык; *12* — Токко. Масштабные линейки, мкм: *1* — 50; *2*, *4—11* — 10; *3*, *12* — 5.

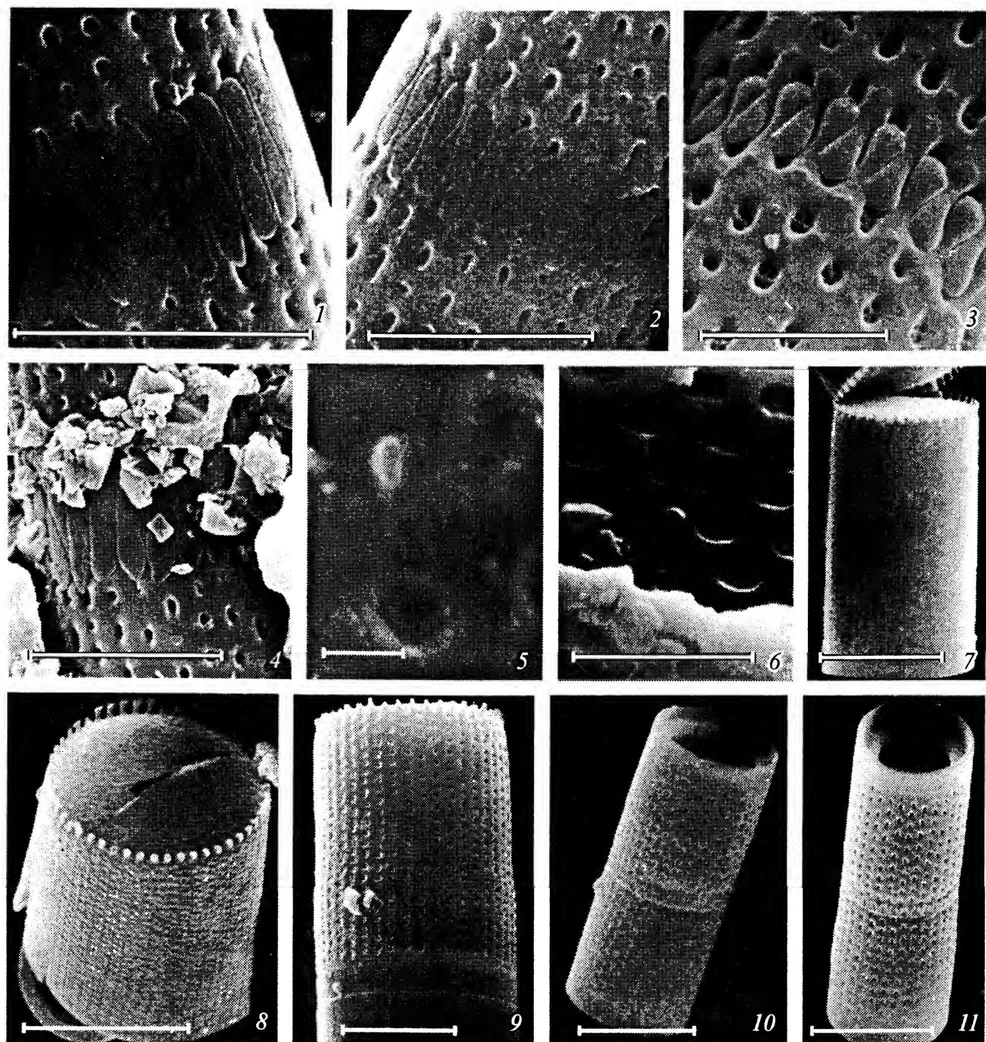


Таблица II.

1—6 — *Aulacoseira baicalensis*: *1—4* — вариации формы шипов; *5*, *6* — двугубый вырост с внутренней поверхности; *7—11* — *A. islandica*. *7—11* — створки. *1*, *2* — оз. Соли; *3*, *7—11* — Огиендо; *4*, *5* — Кирялта; *6* — Токко (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1—4*, *7—11* — 10; *5* — 1; *6* — 5.

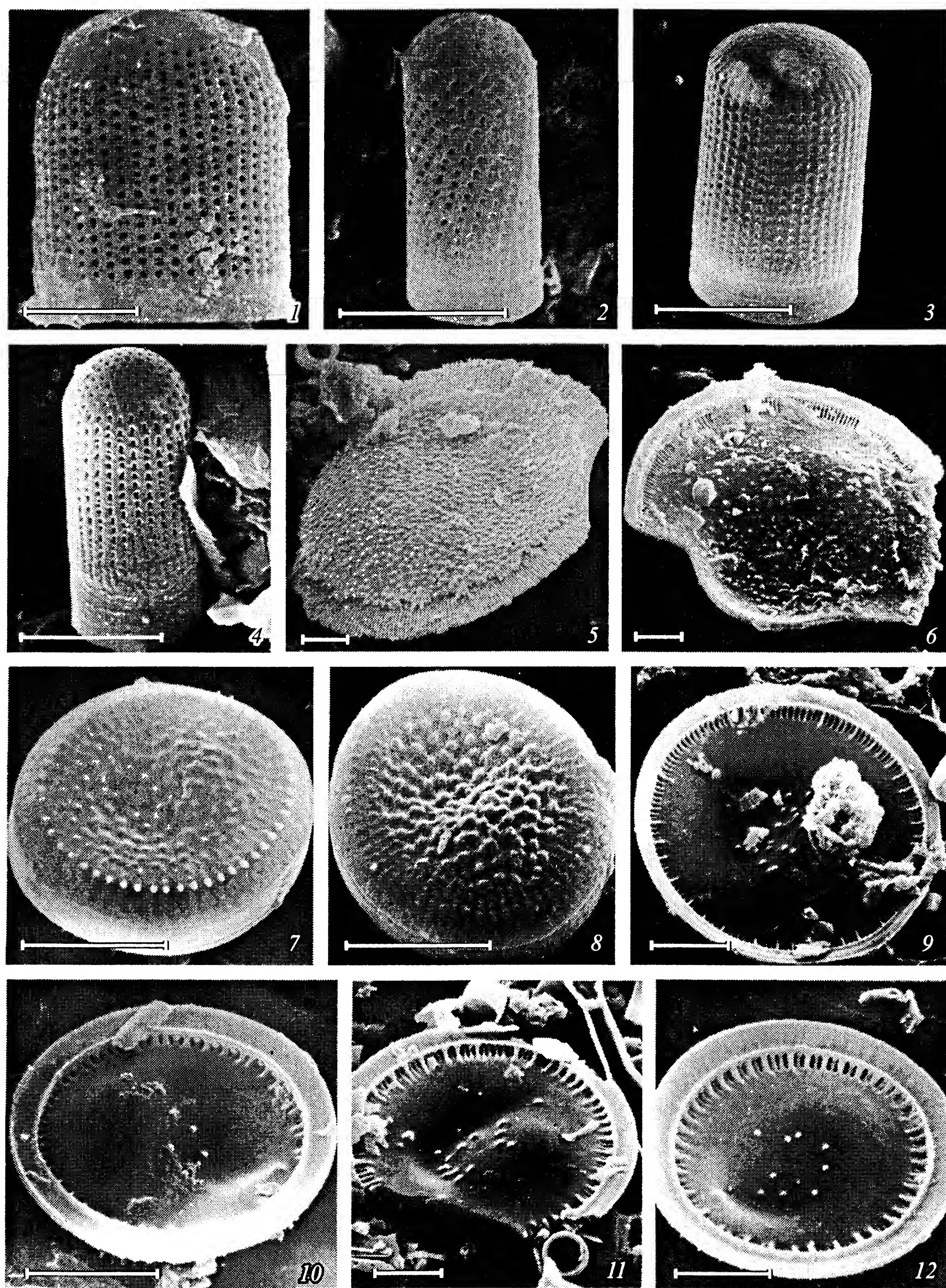


Таблица III.

1—4 — *Aulacoseira islandica* (споры); *5—6* — *Cyclotella baicalensis*; *7—12* — *C. minuta*. *5*, *7*, *8* — створки с наружной поверхности; *6*, *9—12* — створки с внутренней поверхности. *1*, *2* — оз. Камканда; *3*, *5*, *7*, *12* — Огиендо; *4* — Соли; *6*, *8—10* — Токко; *11* — Амалык (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1—12* — 10.

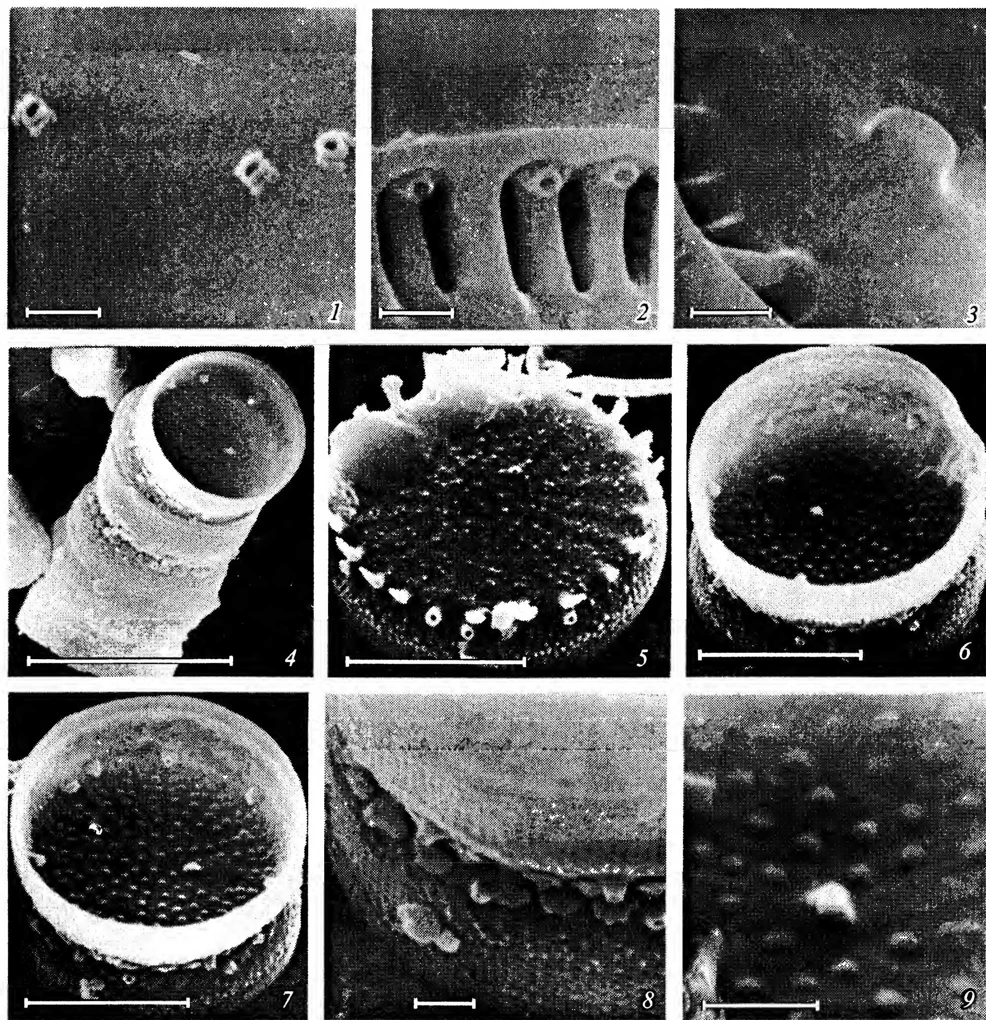


Таблица IV.

1—3 — *Cyclotella minuta*; *1* — выросты с опорами на створке с внутренней поверхности; *2* — краевые выросты с опорами с внутренней поверхности; *3* — двугубый вырост с внутренней поверхности; *4—9* — *Stephanodiscus meyeri*; *4* — колония; *5* — створка с внешней поверхности; *6*, *7* — створки с внутренней поверхности; *8* — шипы и краевые выросты с наружной поверхности; *9* — вырост с опорами на створке с внутренней поверхности. *1—3*, *6—7*, *9* — оз. Огиендо; *4*, *5* — Камканда (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *8*, *9* — 1; *4* — 10; *5—7* — 5.

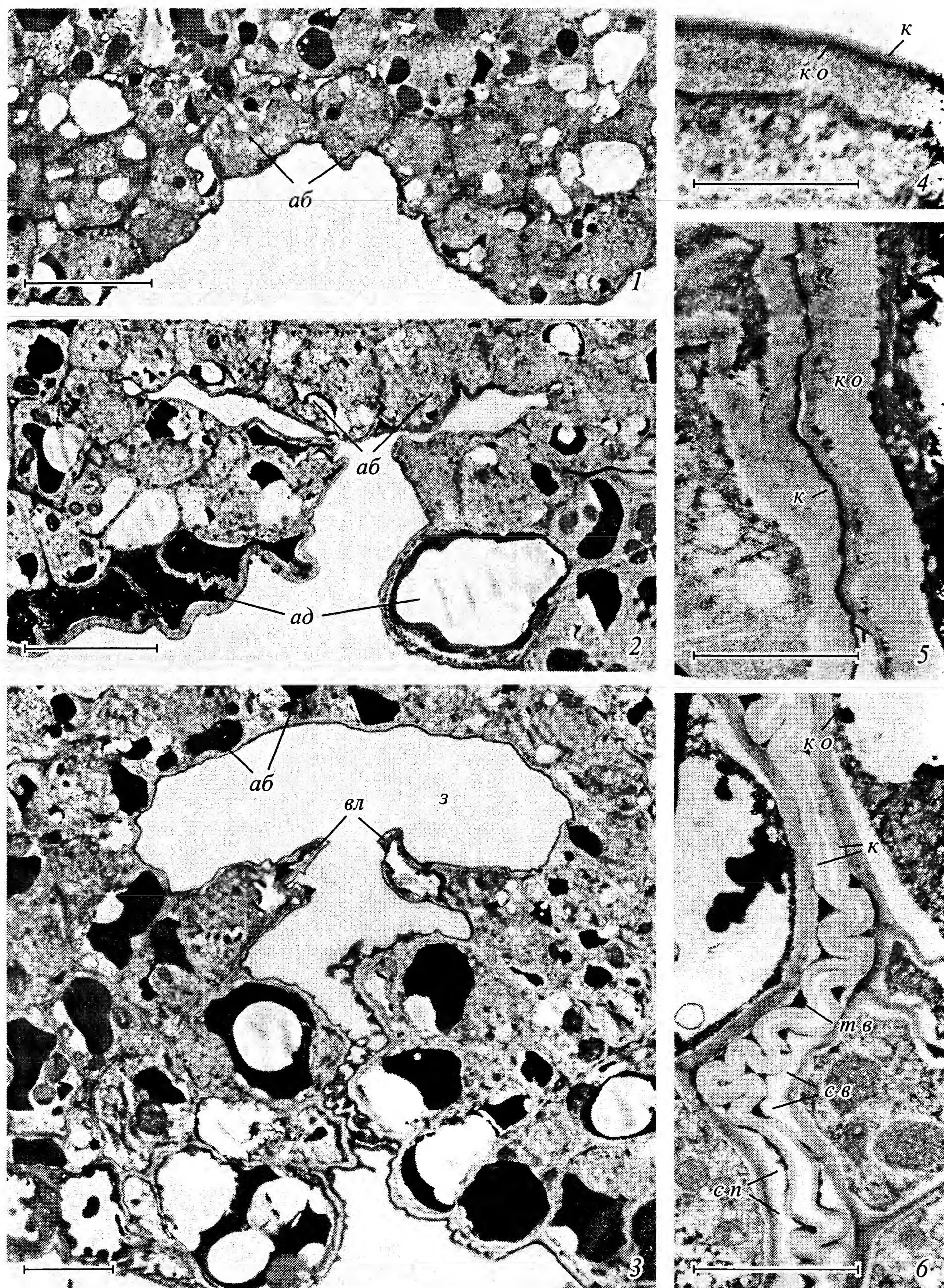


Таблица I. Формирование замкнутой полости на абаксиальной стороне листа у видов *Erica*.

1—3 — последовательные стадии формирования замкнутого пространства у *E. scoparia*; *4* — кутикула на клетках абаксиальной эпидермы *E. carnea* на ранней стадии развития; *5*, *6* — кутикулы маргинальных клеток *E. arborea* (*5*) и *E. carnea* (*6*) в зоне смыкания. *аб* — абаксиальная эпидерма, *ад* — адаксиальная эпидерма; *вл* — волосок, *з* — замкнутая полость, *к* — кутикула; *к о* — клеточная оболочка, *с п* — субкутикулярная полость, *с в* — светлое вещество; *т в* — темное вещество. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 10; *3* — 5; *4* — 0.3; *5* — 1; *6* — 3.

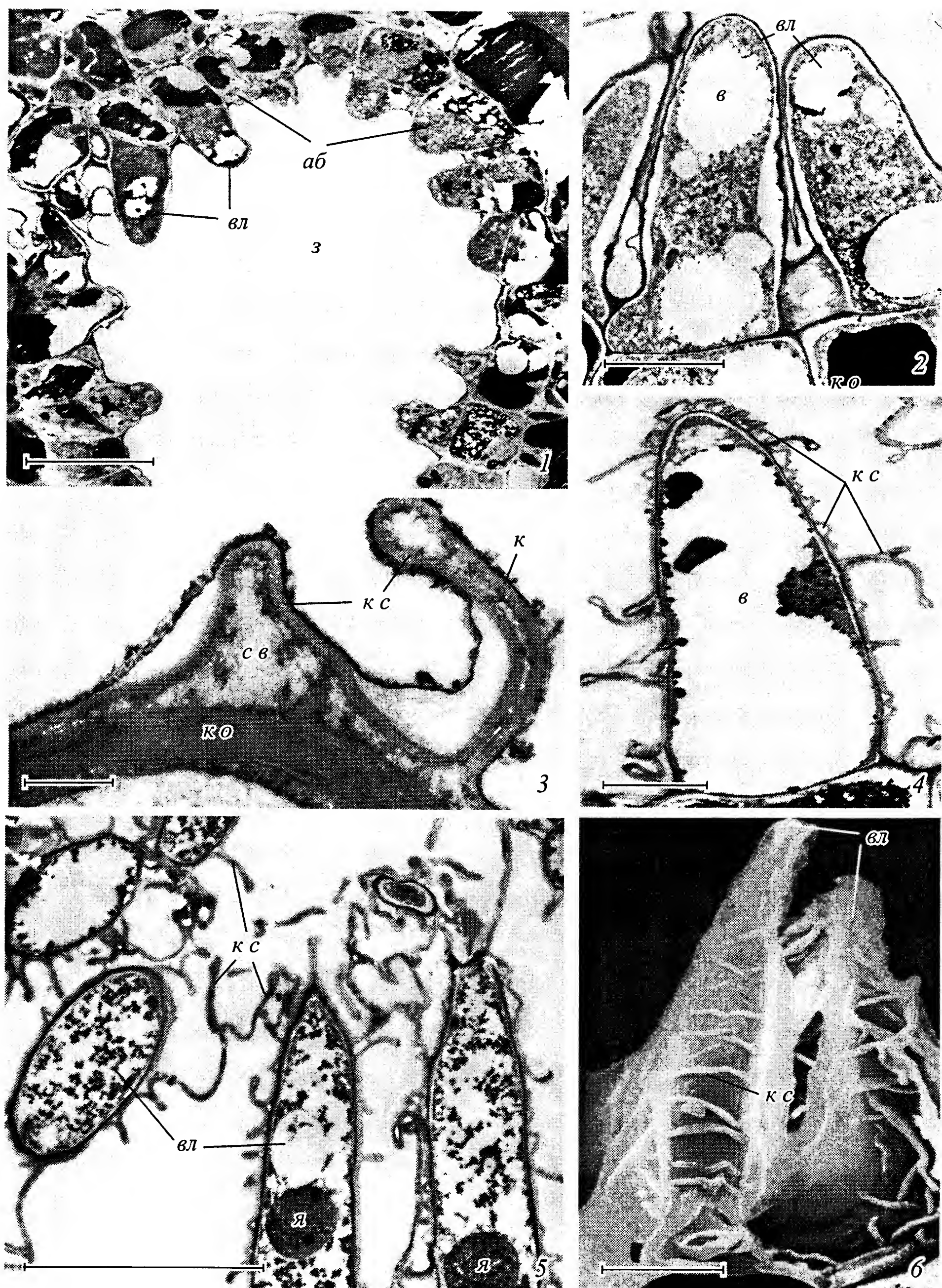


Таблица II. Образование волосков и кутикулярных складок на них на абаксиальной эпидерме у видов *Erica*.

1 — начало формирования волосков у *E. arborea*, *2* — молодые волоски до образования кутикулярных складок у *E. lusitanica*, *3* — начало формирования кутикулярных складок на волоске *E. arborea*. *4* — продольный срез зрелого волоска *E. arborea*, *5* — продольные и поперечные срезы зрелых волосков *E. canaliculata*, *6* — общий вид волоска *E. canaliculata* (СЭМ). *в* — вакуоль, *к с* — кутикулярная складка, *я* — ядро. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5* — 10; *2* — 3; *3* — 0.5; *4*, *6* — 5.

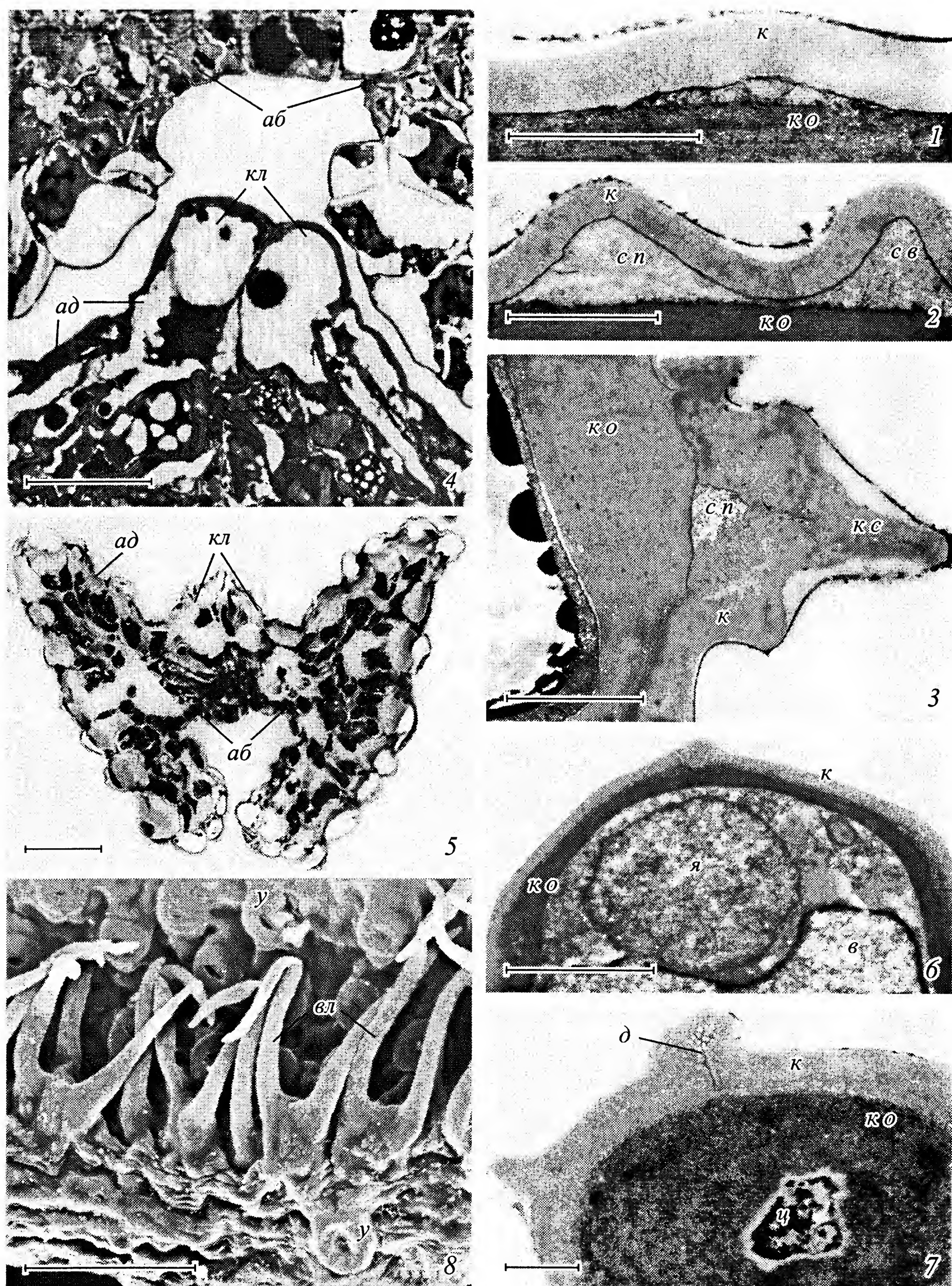
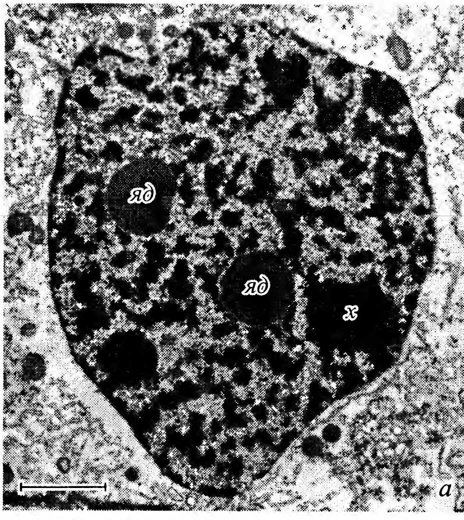
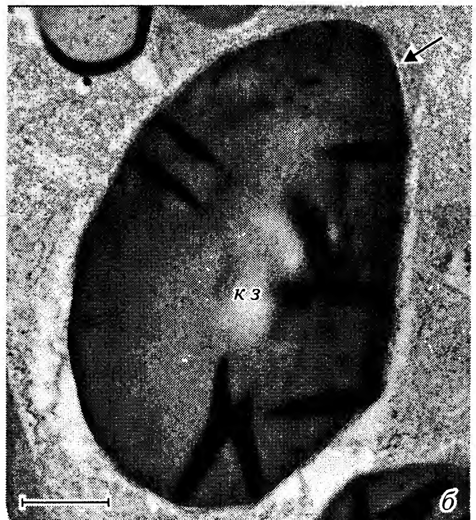
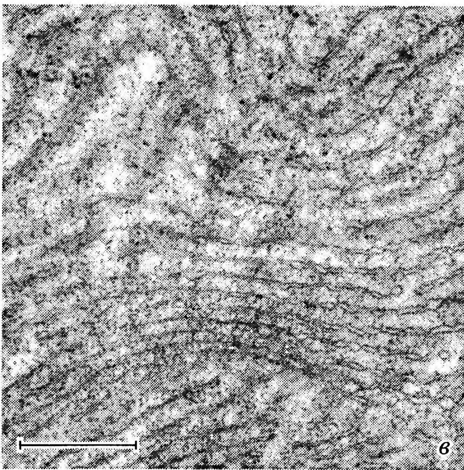


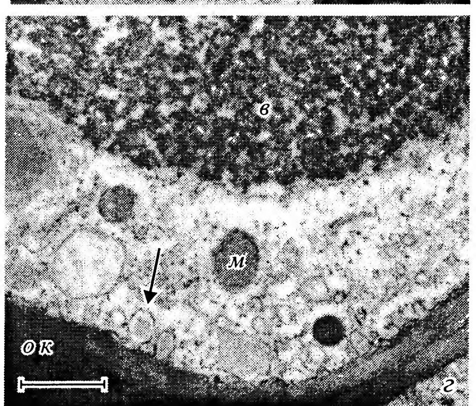
Таблица III. Строение кутикулярных складок на клетках и волосках абаксиальной эпидермы листа у *Arbutus* и *Calluna*.

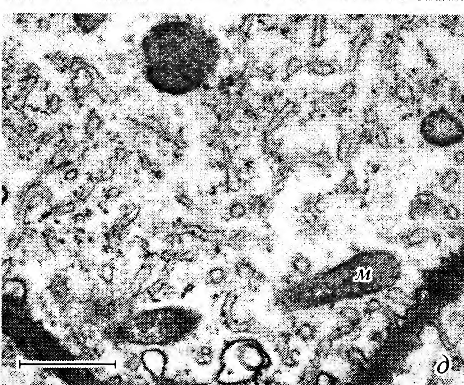
1, *2* — начало образования кутикулярных складок на клетках эпидермы *A. andrachne*; *3* — складка кутикулы у зрелого листа *A. andrachne*; *4* — фрагменты абаксиальной эпидермы 2-го листового зачатка и киля на адаксиальной поверхности 3-го листового зачатка *C. vulgaris*; *5* — поперечный срез листа *C. vulgaris* с килем; *6*, *7* — поперечные срезы дифференцирующегося (*6*) и зрелого (*7*) волосков *C. vulgaris*; *8* — общий вид нижней эпидермы зрелого листа *C. vulgaris* (СЭМ). *д* — дендриты, *кл* — киль, *у* — устьице, *ц* — цитоплазма. Остальные обозначения те же, что и в табл. I и II. Масштабные линейки, мкм: *1*—*3* — 3; *4* — 10; *5* — 100; *6* — 2.5; *7* — 1; *8* — 30.











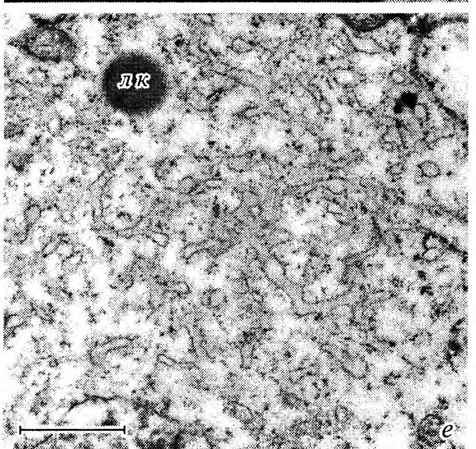


Таблица I. Фрагменты клеток основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica* (июль).

а — ядро, *б* — амилопласт (стрелкой показана строма), *в* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *г* — вакуоль и оболочка клетки (стрелкой показаны инвагинации плазмалеммы), *д* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *е* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, образующий непрерывную сеть. *в* — вакуоль, *к з* — крахмальное зерно, *л к* — липидная капля, *м* — митохондрия, *о к* — клеточная оболочка, *х* — скопление хроматина, *яд* — ядрышко. Масштабные линейки, мкм: *а* — 2.5, *б*—*е* — 1.

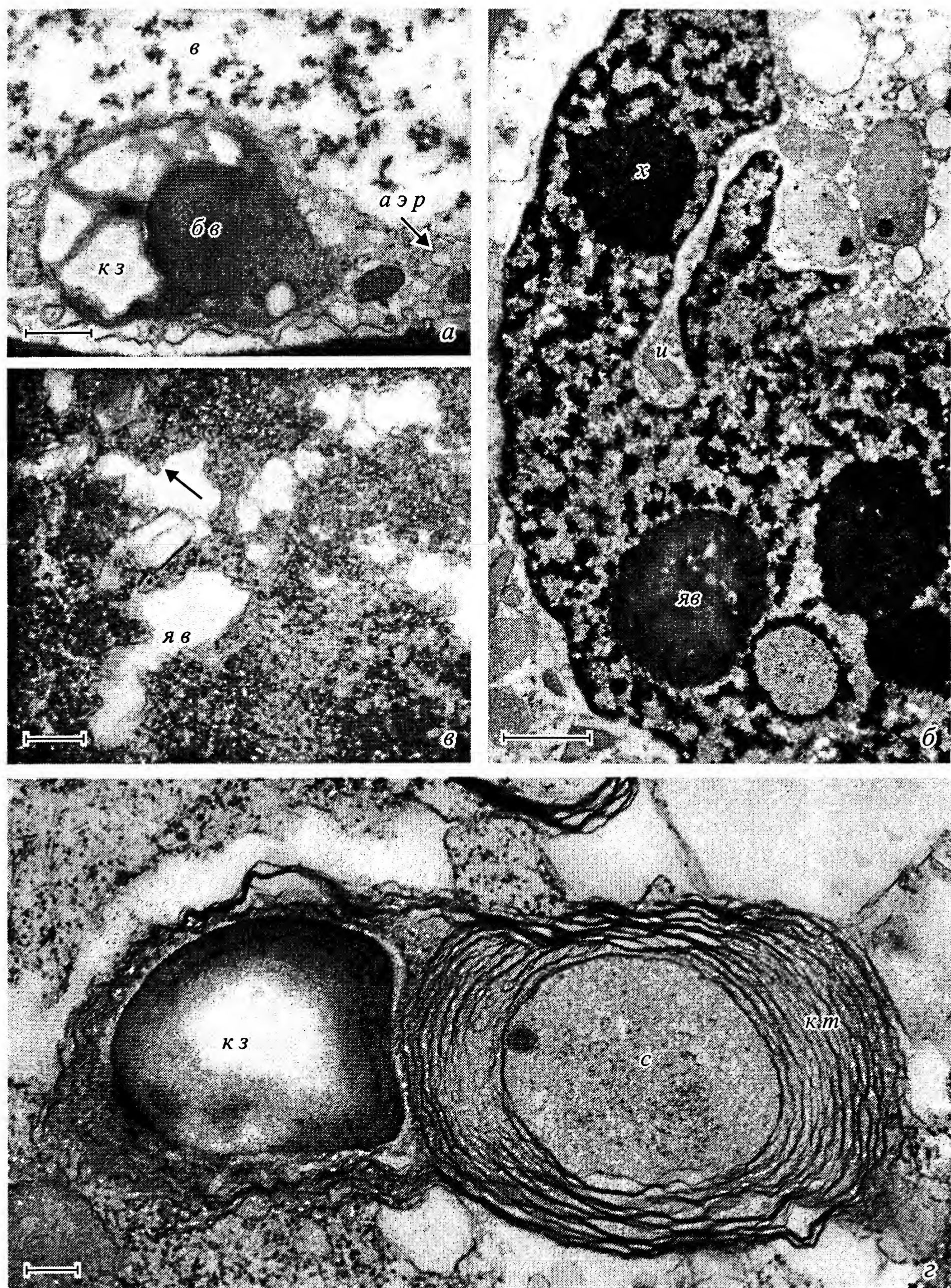


Таблица II. Фрагменты клеток основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica*.

а — октябрь; *б—г* — декабрь: *а* — лейкопласт, вакуоль и агранулярный эндоплазматический ретикулум, *б* — фрагмент ядра, *в* — увеличенный фрагмент ядра с так называемыми ядерными вакуолями (стрелкой показана мембрана ядерной вакуоли), *г* — лейкопласт. *а э р* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *б в* — белковые включения, *и* — инвагинация; *к т* — концентрически расположенные тилакоиды, *с* — строма, *я в* — ядерные вакуоли. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *а* — 1; *б* — 2.5; *в*, *г* — 0.25.

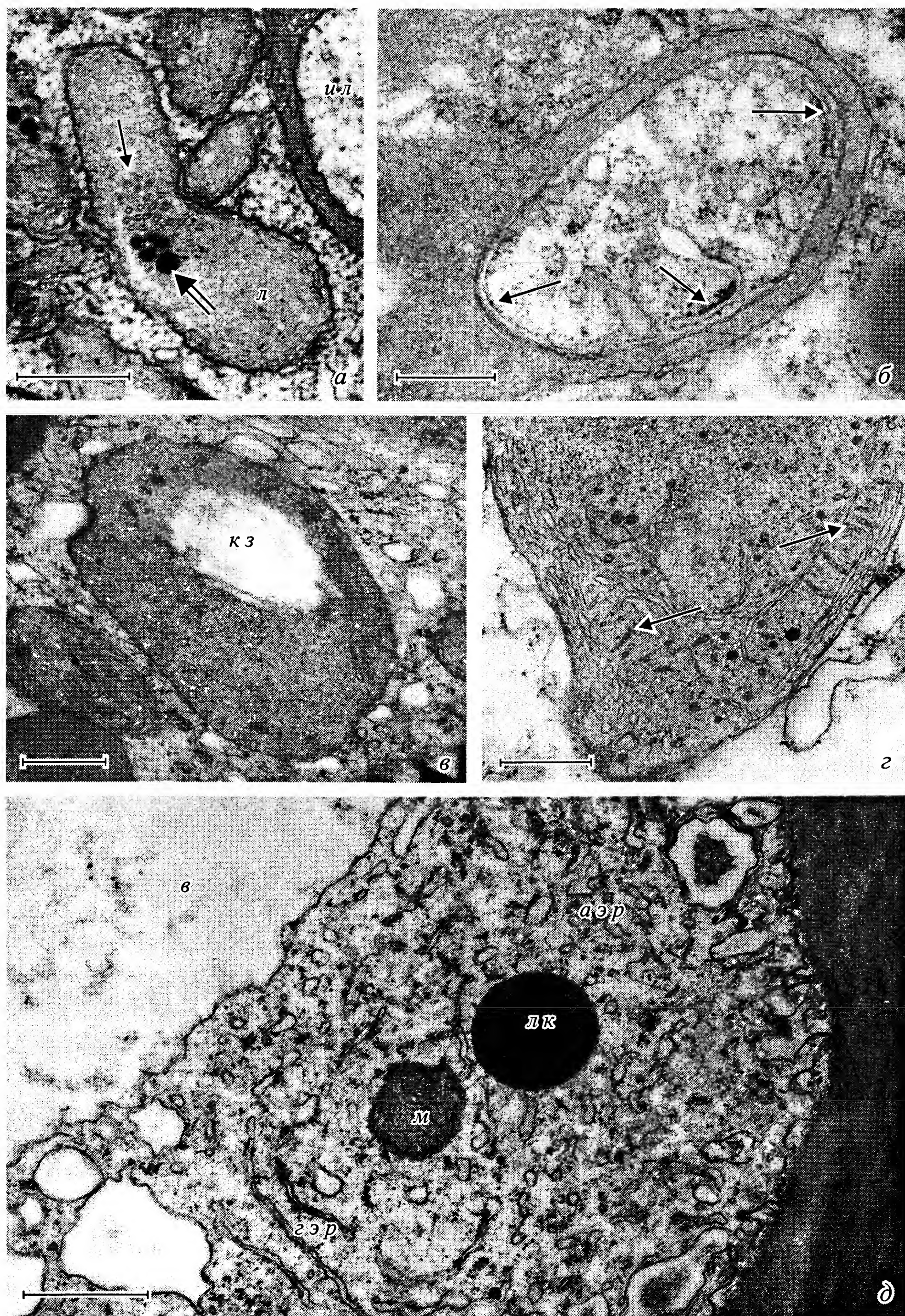


Таблица III. Фрагменты клеток основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica*.

а, *б* — декабрь, *в*—*д* — март: *а* — лейкопласт и часть инвагинации пластиды (одинарной стрелкой показаны структуры, сходные с микротрубочками. двойной стрелкой — пластоглобулы), *б* — инвагинация лейкопласта, в ее полости видны элементы эндоплазматического ретикулума (показано стрелками), *в* — лейкопласт, *г* — фрагмент лейкопласта (структуры, сходные с микротрубочками, показаны стрелками), *д* — фрагмент клетки. *г э р* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *и л* — часть инвагинации лейкопласта, *л* — лейкопласт. Остальные обозначения те же, что и на табл. I и II. Масштабные линейки, мкм: *а*—*г* — 0.5; *д* — 1.

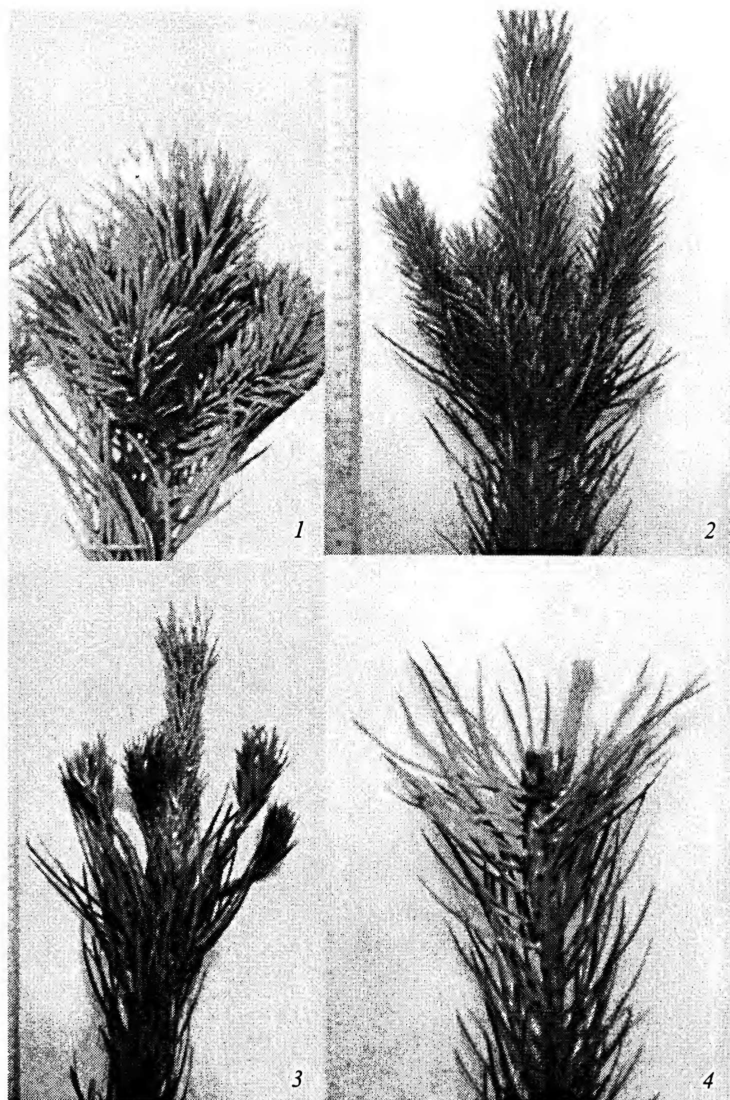


Таблица-вклейка. Типы нарушений морфогенеза побега у деревьев сосны под влиянием холодового стресса.

1 — укороченный побег; *2* — побег с укороченной хвоей; *3* — побег с обесхвоенной нижней частью; *4* — побег, развившийся из боковой почки.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX TO NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 9)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Стр.

CONTENTS

BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 9)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 9)

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 9. 1297—1472.